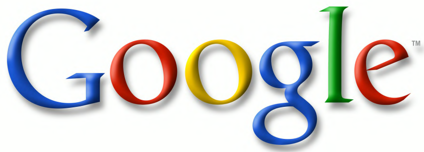






ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ



Ph. van Tieghem
1839 — 1914

PHILIPPE VAN TIEGHEM

Par J. COSTANTIN

Les *Annales des sciences naturelles* ont été dirigées pendant trente-deux ans par M. van Tieghem, qui est mort le 28 avril dernier. L'Administration de cette Revue a pensé qu'une parole d'adieu devait être dite à la disparition d'un tel maître.

Le savant illustre qui vient de mourir représentait, depuis cinquante ans, la Botanique française, et, directement ou indirectement, presque tous les botanistes de notre pays sont ses élèves. Il a su mériter, par la noblesse de sa vie, par son immense labeur, par l'importance de ses découvertes, le respect de tous.

Il était d'origine hollandaise par la ligne paternelle. Son grand-père, Louis-Bernard-Dominique van Tieghem, né à Hondshoot, d'une famille originaire de la Châtellenie d'Audenaeerde, était un de ces administrateurs que Napoléon Ier avait imposés à la Hollande, au moment du règne de Louis Bonaparte. Lors de la chute de l'Empire, il voulut rester Français; le gouvernement de la Restauration le nomma receveur des douanes à Bailleul (Nord). Son fils s'allia à une des plus anciennes familles de cette ville en épousant Mademoiselle Amélie Bubbe. Le jeune ménage prospéra et cinq enfants (trois filles et deux fils) naquirent de cette union.

Philippe-Dominique faisait le commerce des toiles avec les Antilles ; les exigences de son négoce l'appelèrent à la Martinique peu de temps avant la naissance d'un nouvel enfant. A peine arrivé dans la colonie, atteint de la fièvre jaune, il mourut le 6 janvier 1839. C'est trois mois après que naquit Philippe van Tieghem, le 19 avril 1839, à Bailleul. Sa mère, après lui avoir donné le jour, ne tarda pas à succomber sous le chagrin qui l'accablait. Orphelin dès sa plus tendre enfance, Philippe fut élevé par un oncle et une tante célibataires,

Napoléon et Stéphanie Bubbe, puis plus tard par ses sœurs qui se dévouèrent pour faciliter sa carrière. Le lourd voile de deuil qui pesa sur sa jeunesse s'allégea peu à peu, mais il garda toute sa vie un caractère grave et sérieux, et la fermeté comme la décision de son esprit tenaient à ce qu'il avait su de bonne heure qu'il devait surtout compter sur lui-même.

Élevé au collège de Bailleul, il s'y distingua par sa vive intelligence, sa capacité de travail et son esprit d'initiative; il passa brillamment son baccalauréat, dès la classe de seconde, à Douai, en 1856, où Lacaze-Duthiers fut un de ses examinateurs. Ayant obtenu une bourse au lycée de Douai, il entra en mathématiques spéciales et se prépara à l'École polytechnique. L'exemple de plusieurs de ses camarades comme Gernez et Mascart, l'incita à préparer, en même temps, l'examen de l'École normale supérieure où il fut reçu d'emblée, second, au concours de 1858.

Philippe van Tieghem eut une inspiration heureuse en entrant dans l'Université. Il y fut tout de suite apprécié comme il méritait de l'être, notamment par Joseph Bertand, et lorsque, à sa sortie de l'École, le directeur, Désiré Nisard, écrivit à son oncle Napoléon Bubbe pour le féliciter d'avoir un tel fils adoptif, le jeune Philippe éprouva une des joies les plus vives de sa vie.

Parmi ses maîtres de la rue d'Ulm, van Tieghem fut promptement distingué par Pasteur, dont le nom était déjà illustre par ses découvertes retentissantes sur la génération spontanée et sur les fermentations, qui soulevaient tant de questions philosophiques, tant de problèmes industriels et qui allaient ouvrir une ère si inattendue et si extraordinaire à la médecine. Ame chaleureuse, ce grand homme, mieux que tout autre, était apte à goûter les qualités de celui qui travailla dans son laboratoire, lorsqu'il eut conquis le titre d'agrégé des sciences physiques et naturelles. Pasteur avait eu, à cette époque, une idée féconde et qui a eu une influence décisive sur l'évolution scientifique de la grande École dont il était le sous-directeur : il fit créer les fonctions d'agrégés-préparateurs qui devaient permettre de sélectionner l'élite et susciter une légion de travailleurs parmi les jeunes normaliens. Van Tieghem prit rang

parmi les premiers élus de cette phalange, et fut nommé, en 1861, agrégé-préparateur de Botanique et de Minéralogie.

En devenant ainsi botaniste, sous la discipline pastorienne, Philippe van Tieghem se trouva, sans le vouloir, placé dans une catégorie spéciale de naturalistes qui fut dès l'abord un peu suspecte, surtout non classée, et, lorsqu'il présenta à la Sorbonne son travail sur la fermentation ammoniacale, Duchartre se déclara incompétent pour juger un mémoire de Chimie. Les conceptions de Pasteur bouleversaient la classification des sciences : van Tieghem, qui souhaitait d'être naturaliste, devint, un peu contre son gré, docteur ès sciences physiques. Il a donc été le premier représentant de la glorieuse phalange des pastoriens dont les noms sont connus de tous : Duclaux, Raulin, Gernez, Gayon, Roux, Chamberland, Thuillier, Metchnikoff, etc.

Entraîné vers la Botanique par une très ferme vocation, van Tieghem prépara un second doctorat sous l'inspiration de Decaisne. Il conquit ce nouveau titre en 1867 par son travail sur les Aroïdées, qui, selon Duchartre, était remarquable par ses aperçus nouveaux en Anatomie et en Physiologie et constituait un travail considérable où abondaient les faits soigneusement observés. D'ailleurs, avant la conquête de ce nouveau diplôme, la chaire de Payer devint vacante, en 1864, à la mort de Dalimier, et l'administration, représentée par le directeur Nisard et le sous-directeur Pasteur, n'hésita pas à mettre en première ligne le nom de van Tieghem pour le poste de maître de conférences de Botanique à l'École normale où il fut nommé à vingt-cinq ans.

Les sciences naturelles avaient, à cette époque, un rôle bien modeste dans l'enseignement secondaire ; aussi la place accordée à la Botanique, rue d'Ulm, était très minime, et c'est dans une petite pièce sous les toits que van Tieghem entreprit ses belles recherches sur les Mucorinées, qui devaient surtout faire connaître son nom à l'étranger aussi bien qu'en France. Il commença ces travaux seul, puis s'associa Le Monnier, son préparateur et son premier élève. C'est l'ensemble des mémoires et notes sur les Champignons microscopiques (Mucorinées, Basidiomycètes, Ascomycètes et Myxomycètes) (1) qui classèrent

(1) Mucorinées (1872, 1873, 1877, 1878), *Sterigmatocystis nigra* (1868), Basi-

van Tieghem parmi les premiers cryptogamistes de son temps et le conduisirent tout jeune, à trente-sept ans, à l'Académie des sciences et bientôt au Muséum d'histoire naturelle, où il devint professeur, en mai 1879.

Il avait, en réalité, beaucoup d'autres titres justifiant les suffrages de ses confrères et de ses collègues. Il contribua, plus que tout autre, à mettre en évidence les affinités des Bactéries et des Algues bleues. La découverte du *Leuconostoc mesenteroides* (1878), qui produit la gomme des sucreries en envahissant les cuves des fabricants de sucre, lui fournit un argument très décisif à cause de la ressemblance avec les Nostocs. Le Bacille Amylobacter (1877-1879) (1) attira son attention, et il mit en évidence non seulement sa morphologie mais son rôle dans la fermentation de la cellulose et dans la destruction des matières végétales. Il a prouvé plus tard que cet agent de la minéralisation des matières organiques existait à l'état fossile (1879) ; Renault devait étendre et généraliser ce résultat important par l'étude de la multiplicité des espèces bactériennes de la houille, et c'est par la présence de ces microbes qu'on explique maintenant la formation de cette roche combustible.

L'attrait des recherches physiologiques devait, à maintes reprises, captiver l'attention de van Tieghem et mettre en évidence toute la fertilité de son esprit original et chercheur. Par ses études de la germination fractionnée (1872-1873-1877), il fit voir le rôle nutritif de la réserve alimentaire qui entre dans la plantule et distingua nettement l'albumen vivant d'un Ricin de l'albumen inactif d'une Céréale; la culture de cet organe seul, l'emploi de pâtes artificielles pour nourrir l'embryon manifestent une méthode d'investigation toujours ingénieuse et pleine d'invention. On retrouve ces mêmes qualités

diomycètes (1875), Coprins (1875), Basidiomycètes et Ascomycètes (1876), *Ascodesmis* (1876), *Chaetomium* (1876), *Aspergillus* et *Sterigmatocystis* (1877), *Penicillium* et *Gymnoascus* (1877), *Monascus* (1884), *Oleia* et *Podocapsa* (1887), Classification des Basidiomycètes (1893), Myxomycètes à plasmodes agrégés (1884), *Cœnonia* 1884).

(1) Voir aussi : Fermentation gallique (1868), Développement du *Spirillum amyliferum* (1879), Spores des Bactéries (1879), Vibrion butyrique (1879), Bactéries agrégées (1880), Bactéries vertes (1880). Parmi les autres études sur les Algues mentionnons la note sur les Volvocinées sans chlorophylle (*Scyamina nigrescens*) (1880), Bactéries à 74° (1881), etc.

dans les travaux sur la germination du pollen en milieu gélosé (1870-1886), sur la vie ralentie (en collaboration avec M. Bonnier) (1880-1882) et aussi dans les recherches sur la vie dans l'huile (1881) où certains organismes se développent à l'abri de l'oxygène, fructifient et décomposent le milieu ambiant par des fermentations particulières. La note sur la maladie des Pommiers qui se trahit par l'apparition d'alcool, substance que l'on retrouve dans les tubercules à l'air libre, constitue un travail qui a contribué à établir un lien entre la fermentation alcoolique et la respiration normale (1879).

L'Anatomie végétale, qui avait fait l'objet de la thèse de van Tieghem sur les Aroïdées, avait une trop grande importance en Botanique pour ne pas fixer à nouveau son esprit. Il entrevit de bonne heure qu'il y avait, dans ce domaine, des recherches immenses à faire et, peu à peu, il y absorba la plus grande partie de son activité. L'analyse précise de son œuvre dans ce domaine est absolument impossible tant elle est considérable : elle rappelle les monuments édifiés par les Bénédictins.

La découverte des lois de symétrie de la structure des plantes séduisit d'abord son esprit (1867-1869). Son mémoire sur la racine lui permit de définir avec rigueur cet organe souterrain (1871); armé de la définition anatomique des organes, il put résoudre une multitude de questions litigieuses touchant la structure, en particulier celle du pistil, dans un grand mémoire qui parut dans le Recueil des savants étrangers (1871). L'étude des graines, des ovules, reprise dans la dernière partie de sa vie, devait le conduire à des conclusions très importantes : c'est un fait intéressant à mentionner que, dans les travaux de sa jeunesse, on voit apparaître les ébauches de tous ceux qui, repris à l'âge mûr, devaient illustrer la fin de sa carrière, car on peut dire qu'il est resté toujours sur la brèche, travaillant jusqu'à sa dernière heure.

Ses recherches sur les tissus sécréteurs, ébauchées dès 1871, ont été une mine extrêmement féconde; elles lui ont permis de jeter une lueur inattendue sur les affinités véritables de certaines plantes. Parmi les trouvailles les plus heureuses qu'il fit ainsi, on peut mentionner la découverte de liens inaperçus unissant les Pittosporacées avec les Ombellifères et les Ara-

liacées (1872-1884). Il fut ainsi amené à mettre en lumière les services importants que l'Anatomie est en mesure de rendre à la classification : les preuves remarquables qu'il donna par ses belles recherches sur les Gymnospermes, principalement sur les Conifères, sont décisives à cet égard (1) et certaines des leçons qu'il fit sur ce sujet au Muséum, sans jamais les publier, sont restées célèbres.

Les études sur l'Anatomie expérimentale et l'action du milieu sur les plantes, qui ont pris dans ces dernières années une si grande importance, se trouvent en puissance dans les deux mémoires de van Tieghem sur l'Utriculaire (1868) et sur la Moschatelline (1880). Le problème des plantes parasites, si intimement lié aux recherches précédentes, est un de ceux qui l'ont le plus passionné. Dès 1870, il pose les premiers jalons dans cette voie par ses deux mémoires sur l'Anatomie des fleurs et des fruits du Gui et des Santalacées. Mais c'est surtout à partir de 1893 qu'il s'attache décidément à la solution de cette question capitale avec un redoublement d'activité sans pareille : les notes, les mémoires se succèdent sans interruption (2).

Le point de départ dont nous venons de parler sur les parasites a eu une extrême importance, car c'est ainsi qu'il a été conduit à ces notions tout à fait nouvelles et intéressantes sur les Inséminées, les Inovulées, puis sur les ovules uni ou bitegmi-

(1) Fleur des Gymnospermes (1869), *Stachycarpus* (1891), *Cephalotaxus* (1891), *Pinus* (1891), *Abies* (1891). Voir également ses travaux sur les Mélastomacées, Mémécylées (1890-1891-1892). Aucun anatomiste n'avait sur les tissus une compétence égale à la sienne. Ses travaux sur la polystélie (1886), sur l'isostichie et la diplostichie (1887), sur les bourgeons quadrisériés (1887), sur les racines doubles (1887), sur le réseau susendodermique (1887), sur le deuxième bois primaire (1887), sur les tubes criblés extralibériens et les vaisseaux extraligneux (1891), sur le tissu plissé (1891), sont tout à fait classiques. Comment ne pas mentionner le grand mémoire sur les membres endogènes de 660 pages de 40 planches (1889) (en collaboration avec Douliot)? C'est en s'appuyant sur une documentation aussi considérable qu'il a pu trouver les grandes divisions des Stigmatées comme les Liorhizes et les Climacorhizes.

(2) Fleur du Gui (1870), Santalacées (1870), Thyméléacées (1893,) *Nuytsia* et *Gaiadendron* (1893), Loranthacées (1893), racines des Loranthacées (1894), Classification des Loranthacées (1894), *Treubella* et *Elythranthus* (1894), *Aciella* (1894), Loranthacées dialypétales (1894), etc.; voir 1895 à 1898. — Balanophorées (1896), Santalacées (1895-1897), Hydnoracées (1897), Langsdorfiacées (1907), Acrogamie et basigamie (1895-1897), Homœogamie (1896), etc.

nés et sur les plantes à nucelle permanent ou transitoire, les Perpariétées et les Transpariétées. On peut affirmer hardiment que, depuis les grands travaux des fondateurs de la méthode naturelle, on n'avait pas entrepris une enquête aussi vaste. C'est ainsi qu'il s'est mis à formuler une nouvelle classification de l'ensemble des végétaux en s'appuyant sur l'ovule et sur la notion de l'œuf (1).

On demeure saisi d'étonnement devant le caractère gigantesque de l'œuvre entreprise par un seul homme qui remanie et bouleverse de fond en comble l'œuvre de ses devanciers. Il y a certains traits de cette classification nouvelle qui méritent une mention spéciale par leur caractère suggestif et inattendu. A la base de ce grand tableau des Monocotyles et des Dicotyles, il a mis en lumière les Homoxylées qui ont, par leur structure, des affinités si remarquables avec les Gymnospermes ou Astigmatées, et de plus on voit apparaître deux sortes de grands groupes liés d'une part au parasitisme (Loranthinées et Santalinées), de l'autre au saprophytisme (Triurinées, composées exclusivement des Triuriacées, à affinités marquées pour les Burmanniacées et les Orchidées). Il semble que le grand effort de van Tieghem aboutisse à une conclusion analogue à celle qui fait jouer aux invasions répétées de Champignons un rôle décisif dans l'évolution des plantes; van Tieghem est conduit par ses conceptions sur l'ovule et la graine, sans la chercher, à une synthèse plus large encore, et il découvre quel rôle capital a joué le parasitisme dans l'apparition des types inférieurs d'Angiospermes ou Stigmatées. Cette vue profonde couronne dignement son œuvre.

Le savoir encyclopédique de van Tieghem, son éloquence sobre et lumineuse devaient faire de lui un professeur admirable; partout où sa parole s'est fait entendre, il a su conquérir ses auditeurs par la netteté de ses exposés, par la logique

(1) Inséminées (1897), Anthobolinées (1897), Icacinées (1897), Heistérinées (1896), Avicenniacées (1898), Simmondsiacées (1898), Cnéoracées (1898), Penthoracées (1898), Coulacées (1897-1902), Actinidiacées (1899), Neumanniacées (1899), Crucifères et Papavéracées (1900), Plombagacées (1900), Ochnacées (1900-1907), Aracées (1907), Labiées et Borragacées (1907), Acanthacées (1908), Thunbergiacées (1908), Pipérées (1908), Caprifoliacées (1908), Héliotropiacées (1906), etc. Classification des Phanérogames fondée sur l'ovule et la graine (1897-1898), Hypostase (1901-1902), Cristarque (1902), etc.

de ses plans, par la chaleur persuasive de ses convictions, par une compétence toujours au courant des faits les plus récents. Tous ceux qui l'écoutaient devenaient ses disciples. Partout où il a professé, à l'École normale supérieure (1864-1879), au Muséum (1879-1914), à l'École centrale des Arts et Manufactures (1873-1886), à l'École normale des jeunes filles de Sèvres (1885-1912), à l'Institut agronomique (1898-1914), il a provoqué un véritable enthousiasme et laissé une trace profonde.

Ses livres ont propagé au loin ses idées et ont étendu considérablement son champ d'influence. Par sa traduction du traité de Sachs, il a initié notre génération à la science d'outre-Rhin; mais il montra bientôt ce qu'était la science française, et son Traité de Botanique est un véritable monument dont il a su extraire l'essence dans ces Éléments dont les éditions répétées ont fait pénétrer partout son nom avec les résultats les plus nouveaux de la science la plus étendue.

Van Tieghem a donc eu une influence extraordinaire par le rayonnement de sa parole, de ses écrits, et c'est surtout ainsi qu'il a agi sur ses contemporains. Il travaillait comme un solitaire et paraissait au premier aspect d'un abord un peu fermé; mais quand un jeune avait à s'adresser à lui, il était étonné de l'affabilité, de la simplicité d'un si grand savant.

C'est un chef et un maître vénéré qui disparaît. Il laisse après lui le grand exemple d'une vie entièrement consacrée au culte désintéressé de la vérité.

MONOGRAPHIE DES LEVURES

RAPPORTÉES

D'AFRIQUE OCCIDENTALE

PAR LA MISSION CHEVALIER

Par A. GUILLIERMOND

I. — INTRODUCTION

M. Mangin nous a fait l'honneur de nous confier l'étude des Levures de la mission Chevalier. C'est la monographie de ces Levures qui fera l'objet de cette étude.

Ces Levures ont toutes été isolées de la fermentation de diverses boissons alcooliques fabriquées par les indigènes en Afrique occidentale. Sur les conseil de M. Mangin, l'éminent explorateur les avait ensemencées et conservées par le procédé préconisé par Hansen pour la conservation des Levures, c'est-à-dire dans des solutions de saccharose à 10 p. 100. M. Chevalier a rapporté de ses missions quatre cultures de Levures cultivées dans ce milieu.

L'une de ces cultures, renfermant une Levure isolée de la fermentation du vin de Palme (fabriqué avec le Palmier *Elaeis guineensis*), s'est montrée stérile à nos ensemencements : elle renfermait cependant un dépôt de Levures, mais celles-ci étaient mortes et n'ont pu être cultivées. Les trois autres cultures, qui renfermaient des Levures isolées du vin de Bili, du vin de gingembre et d'un vin d'Elalis (côte d'Ivoire), ont été facilement cultivées, mais se sont montrée impures : elles renfermaient pour la plupart des Bactéries et plusieurs espèces de Levures. Elles ont été débarrassées de leurs Bactéries par des cultures sur moût de bière additionnées d'acide tartrique, milieu défavorable aux

Bactéries, puis isolées selon la technique de Hansen. Les Levures ont été d'abord diluées dans de l'eau stérilisée jusqu'à ce qu'une goutte de la dilution examinée au microscope ne montre environ qu'une seule cellule.

Une goutte de la dilution ainsi obtenue a été ensuite inoculée à un certain nombre de flacons renfermant du moût gélosé. Par ce procédé, nous avons pu isoler cinq espèces nouvelles de Levures. Les cultures des Levures de la fermentation du vin d'Elalis ont donné le *Saccharomyces Chevalieri* (nov. spec.) ; celles de la fermentation du vin de Bili nous ont permis d'isoler deux Levures : *Zygosaccharomyces Chevalieri* (nov. spec.) et le *Saccharomyces Mangini* (nov. spec.). Enfin les cultures provenant de la fermentation du vin de gingembre renfermaient également deux espèces : le *Saccharomyces Lindnerii* (nov. spec.) et le *Mycoderma Chevalieri* (nov. spec).

TECHNIQUE

Nous nous sommes efforcé de caractériser ces Levures d'une manière aussi précise que possible, en suivant les méthodes instituées par Hansen et Lindner, c'est-à-dire par la description des cellules du dépôt formé sur moût de bière, par l'étude des caractères macroscopiques et microscopiques des voiles et anneaux développés à la surface des liquides, par l'étude des caractères morphologiques des spores et de leur mode de germination, par la détermination des températures limites pour le bourgeonnement, la formation des voiles et la sporulation, par la recherche des propriétés biochimiques de ces Levures (leur action vis-à-vis des différents sucres), enfin par l'observation macroscopique de leurs cultures sur différents milieux solides et surtout par celle des colonies géantes (méthode de Lindner).

L'action des Levures vis-à-vis des sucres a été déterminée par la *méthode des petites fermentations* (*Kleinerfermentation*) (*Lindner*). Cette méthode a été critiquée récemment par Klöcker (1) qui a montré qu'elle ne fournissait pas de résultats précis et que la seule méthode sûre était la méthode beaucoup plus compliquée de Pasteur. Néanmoins, si la méthode de

(1) Klöcker, *Comptes rendus des travaux du laboratoire de Carlsberg*, 1912.

Lindner ne peut fournir des indications très précises, lorsqu'il s'agit de fermentation extrêmement faible, elle a le mérite d'être très commode lorsqu'il s'agit de déterminer en gros l'action des Levures sur les sucres.

II. — ÉTUDES DES LEVURES

Saccharomyces Chevalieri (nov. spec.).

Origine. — Cette Levure a été isolée des produits de la fermentation d'un vin d'Elalis de la côte d'Ivoire. Dans la culture qui nous a été confiée, elle était associée à un Bacille dont il a été très difficile de la séparer.

Formes des cellules. — Sur moût de bière à 25°, cette Levure forme un abondant dépôt blanchâtre. Examiné au bout de 24 heures, ce dépôt se montre formé surtout de grosses cellules de forme sphérique ou ovoïde (Pl. I, fig. 1). Beaucoup donnent naissance à des bourgeons allongés, parfois en forme de saucisse, de telle sorte qu'on observe toujours, à côté des cellules sphériques ou ovoïdes, un certain nombre de cellules de forme allongée, mais les premières sont de beaucoup les plus fréquentes. Les cellules de cette Levure appartiennent donc au type *ellipsoideus*.

Les dimensions des cellules oscillent entre 5 et 9 μ de longueur sur 4 à 7 de large. Les dimensions moyennes sont d'environ 5μ,53 de long sur 4,14 de large.

Les cellules sont fréquemment réunies en petites colonies de 3 à 10 cellules bourgeonnantes. Les cellules les plus âgées de ces colonies sont généralement sphériques ou ovoïdes, tandis que les cellules les plus jeunes ont une tendance à s'allonger.

Au bout de trois semaines à un mois, l'aspect des cellules reste le même (Pl. I, fig. 2).

La Levure présente des formes analogues en cultures sur moût gélosé et sur tranches de carotte, milieux où elle pousse abondamment.

Températures limites pour le bourgeonnement. — Les températures limites pour le bourgeonnement sont sur moût de bière : minimum, un peu au-dessous de 5° (1) et maximum 40-41° C.

(1) N'ayant pas à notre disposition d'appareils nécessaires pour obtenir des

Au voisinage des températures limites, la Levure présente les mêmes formes cellulaires qu'aux autres températures.

Anneau. — La Levure forme sur moût de bière à 25-30°, au bout d'une dizaine de jours, un faible anneau sur les parois du vase de culture : l'anneau est constitué par des cellules sphériques ou ovoïdes réunies par groupes d'assez nombreuses cellules ; on n'observe pas de formations mycéliennes (Pl. I, fig. 3).

Sporulation et températures limites pour la sporulation. — La sporulation s'effectue facilement sur tranches de carotte, sur gélose de Gorodkowa et sur bloc de plâtre.

Les températures limites pour la sporulation sur bloc de plâtre sont : maximum 39-40° C, et minimum environ 8-10°. L'optimum est situé aux environs de 25-30° ; les spores apparaissent à cette température au bout de 12 heures.

Les spores sont au nombre de 1 à 4 par asque : elles sont sphériques et ont un diamètre de 2μ,5 à 3μ,5 (Pl. I, fig. 5).

Germination des spores. — Leur germination (Pl. I, fig. 6) est généralement précédée de processus sexuels analogues à ceux que nous avons décrits dans la Levure de Johannisberg II (1). Dès le début de la germination, les spores se gonflent : la paroi de l'asque peut se résorber aussitôt, mais souvent elle persiste pendant les premiers stades de la germination. Environ un quart de spores germent isolément par bourgeonnement ordinaire, sans copulation préalable (Pl I, fig. 6, *d* et *g*). Toutes les autres s'unissent deux à deux au moyen d'un canal de copulation (*e*, *f* et de *i* à *o*) : le bourgeonnement s'effectue alors en un point quelconque de la zygospore qui résulte de cette copulation, mais le plus souvent il se produit au milieu du canal de copulation. La copulation s'opère en général entre les spores d'un même asque ; exceptionnellement, on constate des copulations entre des spores appartenant à des asques différents voisins de l'un de l'autre.

Aspects macroscopiques des cultures en milieux solides. — Sur

températures froides constantes, nous avons dû profiter des jours d'hiver où la température était à peu près constante. Aussi les températures minima de bourgeonnement et de sporulation n'ont pas été déterminées avec autant de précision que les températures optima.

(1) Guilliermond, Recherches sur la germination des spores et sur la conjugaison chez les Levures. *Rev. gén. de Botanique*, 1905.

gélose au moût en stries, le *S. Chevalieri* produit au bout de trois jours une traînée d'un blanc légèrement grisâtre, à bord aminci et légèrement sinueux. Au bout de quinze jours à un mois, la colonie est blanche, d'aspect humide. Son centre est épais et à bord un peu onduleux : on y distingue une série de parties surélevées, ramifiées, qui forment à sa surface une sorte de réticulum grossier. La périphérie de la colonie est amincie et à bords légèrement onduleux : chaque ondulation est elle-même finement festonnée. De nombreux et fins rayons parcourent toute la périphérie de la colonie qui présente en même temps un certain nombre de zones concentriques épaisses et sinueuses.

Sur gélose au moût en piqûre, la Levure développe une colonie en forme d'entonnoir. La surface offre un aspect très humide; elle est épaisse au centre et amincie à la périphérie. Le canal s'amincit progressivement en profondeur pour se terminer en pointe. Il est formé de deux régions d'aspect différent : une région supérieure, qui renferme un axe épais avec de petites digitations latérales ramifiées et festonnées, et une large zone périphérique transparente et traversées par de gros rayons qui se terminent en pointes vers l'extérieur. La région inférieure ne présente pas de structure déterminée.

Colonie géante. — La colonie géante sur moût gélosé, au bout de quinze jours à 25°, est très développée, sphérique, légèrement humide et présente une couleur d'un blanc grisâtre. Elle est constituée par une partie centrale granuleuse, chagrinée, d'aspect un peu mésentéroïde, et par une partie périphérique mince et transparente, qui comprend elle-même deux zones : une zone interne, parcourue par d'épais rayons irrégulièrement orientés et se terminant en pointes, et une zone externe, lisse et à bord un peu onduleux.

Au bout de deux mois, la colonie offre une couleur d'un gris jaunâtre, café au lait. Elle est brillante et humide. La région centrale présente de grosses granulations proéminentes, rondes, rarement lobées, entremêlées à de petites. Ces granulations sont très nombreuses, très serrées et orientées de telle sorte que par leur ensemble elles donnent l'impression d'un réticulum confus; mais ce réticulum n'a jamais la netteté que nous rencontrerons

dans les *S. Mangini* et *Lindnerii* que nous étudierons plus loin et dont les colonies géantes rappellent beaucoup celle du *S. Chevalieri*. Le centre de la colonie est donc plutôt granuleux que réticulé. Le bord de cette région centrale est épais et onduleux. La région périphérique de la colonie est transparente et d'une couleur gris jaunâtre beaucoup plus claire que la région centrale. Elle comprend : 1° Une zone interne très large, traversée par de larges rayons saillants qui vont en s'élargissant à mesure qu'ils se rapprochent du bord et ont une forme triangulaire. Le bord de cette zone est onduleux, formé de prolongements correspondant aux rayons triangulaires et de dépressions correspondant aux parties plus minces qui séparent ces rayons ; 2° La colonie se termine par une zone externe très mince et très étroite à bord onduleux et uniformément et finement festonné.

Sur gélatine ou moût de bière à 20°, au bout d'un mois, la colonie géante est ronde, grosse comme une pièce de 2 francs, d'un blanc jaunâtre clair. Le centre est un peu surélevé et orné de granulations de dimensions variables ; il est entouré d'une large zone traversée par des rayons épais qui s'étendent jusqu'au bord de la colonie. La périphérie de la colonie comprend deux minces zones : l'une interne, d'une couleur plus blanche, et l'autre externe, allant en s'amincissant jusqu'au bord. Ces deux zones sont parcourues par des rayons épais qui sont la continuation des rayons qui prennent leur insertion vers le centre de la colonie. Le bord de la colonie est finement festonné et renferme en outre de larges sillons.

Au bout de quatre mois, la colonie est assez étendue et offre une couleur d'un jaune café au lait, pâle, et un aspect pâteux, qui la distingue très nettement des colonies géantes des *S. Mangini* et *Lindnerii* que nous étudierons plus loin et qui sont d'une couleur jaune plus foncé et ont un aspect plus visqueux. Elle présente une partie centrale un peu surélevée, renfermant des granulations de dimensions variables, parfois lobées. De cette partie centrale partent un certain nombre de rayons épais qui s'étendent jusqu'au bord de la colonie. Ces rayons sont d'ordinaire réunis par paires, séparées chacune par un canal, et les deux rayons de chaque paire, d'abord très rapprochés ou même

confondus, s'écartent à mesure qu'ils se rapprochent du bord de la colonie, de telle sorte qu'ils délimitent entre eux un espace triangulaire moins épais qui proémine à l'extérieur en une sorte de lobe. La partie périphérique de la colonie offre des rayons moins marqués que les précédents et des traces de striations concentriques alternativement hyalines et opaques. Le bord est finement festonné et montre de larges sillons qui correspondent aux espaces compris entre les deux rayons d'une même paire. La gélatine n'est pas liquéfiée au bout de six mois.

Au point de vue microscopique, les colonies géantes sur moût gélosé ou gélatiné sont constituées par un grand nombre de grosses cellules rondes ou ovoïdes, avec quelques cellules allongées, renfermant souvent des spores. Ces cellules sont souvent réunies en files de deux à trois. On ne trouve aucune formation mycélienne (Pl. I, fig. 4).

Action vis-à-vis des sucres. — Le *S. Chevalieri* présente les caractères d'une Levure haute. Elle provoque une assez forte fermentation du moût de bière. Elle fait fermenter activement les saccharose, dextrose, lévulose et d. mannose, et ne semble avoir aucune action (1) sur les d. galactose, maltose et lactose.

Nous dédions cette Levure au vaillant explorateur qui l'a rapportée d'Afrique.

Saccharomyces Mangini (nov. spec.)

Origine. — Cette Levure a été isolée des produits de fermentation du vin de Bili, fabriqué à Conakry (Guinée française), où elle se trouvait avec une autre espèce que nous avons désignée sous le nom de *Zygosaccharomyces Chevalieri*. Le vin de Bili, d'après les renseignements que nous a fournis M. Chevalier, est une boisson préparée avec les tubercules d'une Mélastomacée, l'*Osbeckia grandiflora* : on fait cuire les tubercules, puis on les

(1) L'action de cette Levure et des suivantes vis-à-vis des sucres n'a été étudiée, dans cette Levure comme dans les suivantes, que par la méthode de Lindner. Cette méthode n'est pas très précise, quand il s'agit de très faibles fermentations. Nous n'avons tenu compte ici que des résultats obtenus sous un très grand nombre d'essais, mais nous croyons cependant devoir faire quelques réserves sur les résultats négatifs.

coupe en morceaux que l'on dessèche au soleil, puis que l'on réduit en poudre avec un pilon. On place la farine ainsi obtenue dans un récipient avec de l'eau et on la laisse fermenter pendant trois ou quatre jours.

Forme des cellules. — Sur moût de bière à 25° C, le *S. Mangini* forme un dépôt blanchâtre abondant. Examiné au microscope au bout de 24 heures, le dépôt se montre constitué par des cellules ovales ou rondes, qui ressemblent beaucoup au *S. ellipsoideus* (Pl. II, fig. 1). Cette Levure se rattache donc aussi au type *ellipsoideus*. Les cellules sont solitaires ou parfois réunies en colonies bourgeonnantes de deux à quatre cellules. Elles sont plus petites que les cellules du *S. Chevalieri*; leurs dimensions varient entre 3 et 7 μ de largeur sur 3 à 10 de longueur. Les dimensions moyennes sont environ 4μ,4 de largeur sur 6μ,75 de longueur. Les cellules conservent les mêmes formes après quinze jours.

Les cellules de la Levure présentent des formes semblables sur moût gélosé et sur tranches de carotte (Pl. II, fig. 2 et 3).

Températures limites pour le bourgeonnement. — Les températures limites pour le bourgeonnement sont, sur moût de bière : minimum un peu au-dessous de 5°, et maximum 40-41° C. La forme des cellules est la même aux températures limites qu'aux températures optima.

Anneau. — La levure forme sur moût de bière, au bout de onze jours, un faible anneau sur les parois du vase, mais ne donne pas de voile.

Sporulation et limites de températures pour la sporulation. — La sporulation s'effectue facilement sur tranche de carotte, sur gélose de Gorodkowa et sur bloc de plâtre. Les asques renferment de une à quatres spores sphériques, de 2 à 2μ,5 de diamètre (Pl. II, fig. 4).

Les températures limites pour la sporulation sont, sur bloc de plâtre : minimum environ 8-10°, et maximum 39-40° C. L'optimum est situé au voisinage de 25-30°.

Germination des spores. — Les spores germent exactement comme celles du *S. Chevalieri*. Environ les trois quarts d'entre elles subissent une copulation au moment de germer. Les autres germent isolément sans s'unir (Pl. II, fig. 6).

Aspect macroscopique des cultures en milieux solides. — Sur moût gélosé en stries, à 25°, la Levure développe au bout de trois à quinze jours une traînée blanche, humide, saillante, à bords amincis. Le centre est un peu surabaissé et le bord légèrement sinueux. Après un à deux mois, la colonie est humide et légèrement grisâtre. Le centre est épais et granuleux ; la périphérie est parcourue par des rayons saillants et parfois aussi par de fines zones concentriques peu marquées. Le bord est mince et onduleux; chaque ondulation étant elle-même finement festonnée.

Sur moût gelosé en piqure, au bout de quinze jours à 25°, la colonie offre la forme d'un entonnoir. La surface est humide. Le canal est très mince et se termine par une fine pointe dans la profondeur. La partie supérieure du canal est munie de protubérances latérales.

Colonie géante. — La colonie géante, sur moût gélosé à 20° au bout de 15 jours, est très développée, d'un blanc légèrement grisâtre, un peu humide. Le centre offre un aspect réticulé, mésentéroïde; la périphérie est formée de deux zones : 1° une zone interne, parsemée de rayons saillants et épais, irrégulièrement espacés et qui se terminent en pointes; 2° une zone externe, mince, transparente, à bords onduleux.

Au bout de deux mois, la colonie est d'un gris jaunâtre, couleur café au lait, moins humide et moins brillante que la colonie géante du *S. Chevalieri.* La partie centrale présente une sorte de fin reticulum formé par de nombreuses surélévations discoïdales, parfois lobées et ressemblant à des cellules de Levures en voie de bourgeonnement. Ces épaississements limitent de petits alvéoles et présentent dans leur ensemble l'aspect très net d'un réseau. La partie centrale se termine par un bord onduleux et finement festonné. La partie périphérique de la colonie comprend comme précédemment deux zones : l'une, interne très large, d'abord épaisse, se termine en s'abaissant brusquement vers la zone externe ; son bord est finement festonné et présente en outre de larges échancrures. Cette zone est parcourue par de larges rayons surélevés, irrégulièrement orientés, s'amincissant en se rapprochant du bord ; quelques-uns se terminent un peu avant d'arriver au bord de la zone; les autres vont jusqu'au bord. La zone externe est très

étroite, mince et transparente; elle présente de fins rayons peu marqués; son bord est onduleux et et finement festonné et présente en outre de profondes échancrures.

La colonie géante sur moût gélatiné à 20°, au bout d'un mois, est ronde, de la dimension d'une pièce de deux francs. Le centre est blanc, un peu surélevé et offre un contour lobé. Il est entouré d'une zone interne d'un blanc plus grisâtre, puis d'une zone externe d'un gris jaunâtre, terminée par une sorte de bourrelet saillant. La périphérie, qui est limitée de la partie centrale par ce bourrelet, est formée d'une large zone blanchâtre amincie, qui est traversée par de fin rayons. Le bord est finement festonné et présente de larges sillons.

Au bout de quatre mois, la colonie est d'un jaune plus foncé, olive, et offre un aspect visqueux, ce qui la distingue nettement de la colonie géante du *S. Chevalieri*. Elle présente une sorte de mamelon central pourvu de gros granules saillants. Ce mamelon est entouré d'une large région périphérique formée de plusieurs zones à contour finement festonné et pourvu de larges sillons. Cette région est traversée par d'assez nombreux rayons saillants.

La gélatine n'est pas liquéfiée au bout de six mois.

Au point de vue microscopique, les colonies géantes sont constituées par des cellules rondes ou ovales mélangées à des cellules très allongées, souvent réunies par files de 2 à 5 cellules. On n'y observe pas de formations mycéliennes. De nombreuses cellules y forment des spores (Pl. II, fig. 5).

Action vis-à-vis des sucres. — La Levure présente les caractères des Levures hautes. Elle provoque une assez forte fermentation du moût de bière. Elle fait fermenter activement les saccharose, dextrose, lévulose, d. mannose, lactose, d. galactose et dextrine.

Cette espèce ressemble beaucoup à la précédente et s'en distingue surtout par la forme plus ovale et la dimension plus petite de ses cellules, ainsi que par certains détails de la structure de sa colonie géante.

Nous la dédions au Professeur Mangin qui a bien voulu nous confier l'étude des Levures de la mission Chevalier, et nous lui donnons le nom *S. Mangini*.

Zygosaccharomyces Chevalieri (nov spec.).

Origine. — Cette Levure a été isolée avec la précédente des produits de fermentation du vin de Bili.

Forme des cellules du dépôt et du voile. — Sur moût de bière à 25°, elle forme, au bout de 24 heures, à la fois un dépôt abondant au fond du vase et un voile continu qui recouvre toute la surface du liquide. Ce voile est très fin, grisâtre, d'aspect un peu graisseux : il n'intercepte pas l'air et présente un aspect légèrement visqueux. Il est très délicat et tombe au fond du vase de culture lorsqu'on remue celui-ci, puis ne tarde pas à se reformer ensuite. Au bout de quelque temps, le voile remonte sur les parois du vase et produit un anneau assez développé.

Les cellules du dépôt sont petites et ont des formes variables, parfois sphériques, le plus souvent ovoïdes ou ovales. Quelques-unes offrent la forme de bâtonnets ; un certain nombre sont très allongées. Leur contenu est transparent avec une vacuole peu distincte et un ou plusieurs granules brillants. Leur dimension varie entre 2 et 6 μ de largeur sur 4 à 8 μ de longueur. Les dimensions moyennes sont : 3μ,6 de largeur sur 6μ,2 de longueur. Les cellules sont généralement solitaires ou réunies par deux (Pl. III, fig. 1).

Les cellules du voile ont des formes et des dimensions analogues (Pl. III, fig. 2).

Au bout de quinze jours à un mois, les cellules du dépôt et du voile conservent pour la plupart les mêmes formes : cependant un certain nombre d'entres elles s'allongent et restent réunies en chaînes : on trouve des files de 5 à 10 cellules allongées avec bourgeons latéraux et même parfois avec des ramifications, qui constituent des formes pseudo-mycéliennes (Pl. III, fig. 3).

Sur moût gélosé et sur tranches de carotte, les cellules présentent des formes semblables. Elles sont d'abord rondes, ovoïdes ou allongées. Au bout d'une quinzaine de jours, elles prennent parfois des formes très allongées et restent souvent réunies en files. Parfois, on observe des formes filamenteuses et ramifiées formées des cellules allongées séparées par des cloisons transverses et qui constituent des rudiments de mycélium (Pl. III, fig. 4).

Températures limites pour la croissance. — Les températures limites pour le bourgeonnement sont sur moût de bière : maximum 42-43° C, et minimum au-dessous de 5°. Au voisinage des températures limites, la Levure ne se développe que sous forme de dépôt et ne produit plus de voile ; les cellules offrent les mêmes formes qu'aux autres températures.

Sporulation et températures limites pour la sporulation. — La Levure sporule très facilement et très rapidement sur la plupart des milieux solides : tranches de carotte, gélose de Gorodkowa, moût gélosé ou gélatiné. Elle forme aussi des spores dans les voiles développés sur moût de bière liquide.

La sporulation est en général précédée d'une copulation hétérogamique que nous avons décrite antérieurement (1) et sur laquelle nous n'insisterons pas ici. Cette copulation s'effectue entre deux gamètes de dimensions très différentes qui sont des cellules d'âges différents (fig. 1). L'un, le gamète femelle ou macrogamète, est une cellule adulte et très grosse ; l'autre, le gamète mâle ou microgamète, est une cellules très jeune et très petite, généralement un bourgeon venant de se détacher de la cellule mère. Les deux gamètes s'unissent par un canal de copulation, puis tout le contenu du microgamète passe dans le macrogamète qui devient l'œuf. Celui-ci se sépare par une cloison du canal de copulation qui le relie au microgamète, puis le microgamète, réduit à sa membrane, ne tarde pas généralement à se résorber. L'œuf apparaît alors comme une cellule sphérique ou ovale, qui bientôt se transforme en asque renfermant de 1 à 4 spores, rarement plus. Il est rare que l'asque une fois formé conserve encore des traces du microgamète.

Un certain nombre d'asques se développent parthénogénétiquement aux dépens de cellules adultes qui n'ont pas subi de copulation. Les asques une fois mûrs ne tardent pas à déchirer leur paroi sur un de leurs côtés latéraux ou à l'une de leurs extrémités et à mettre en liberté leurs spores.

Les spores ont une forme particulière : elles sont hémisphériques, mais leur bord plat est légèrement convexe au milieu,

(1) Guilliermond, Sur un exemple de copulation hétérogamique observé chez une Levure. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1911.

Nouvelles observations sur la sexualité des Levures. *Archiv f. Protistenkunde*, 1912.

ce qui fait que leur forme hémisphérique n'est pas parfaite. Sur le bord plan, la membrane est un peu plus épaisse que sur le reste de la spore ; en outre, elle offre sur ses deux côtés latéraux une sorte de petit prolongement en pointe. Les spores ont un contenu hyalin avec un granule réfringent au centre. Par leurs formes, elles sont un peu intermédiaires entre les spores

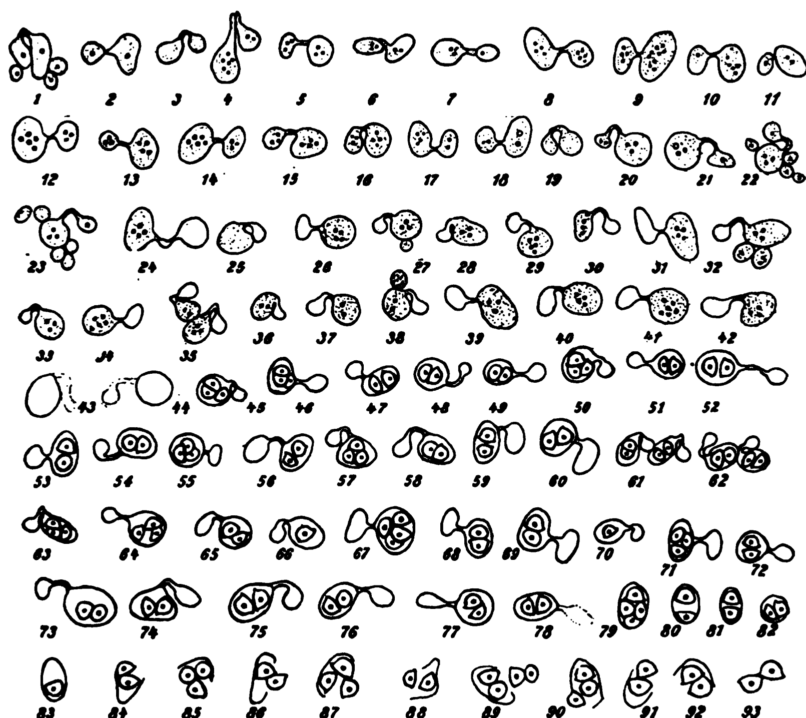


Fig. 1. — Stades successifs de la copulation et de la formation des spores dans *Zygosaccharomyces Chevalieri*, sur gélose de Gorodkowa. (Grossiss. : environ 1500.)

du genre *Pichia* et celles du genre *Willia*, mais elles se rapprochent davantage des spores du genre *Pichia*. Leur dimension varie entre 1μ,5 à 2μ,5.

Les températures limites pour la sporulation sont : maximum : 37-38° C, et minimum environ 8-10°. L'optimum est situé entre 25 à 30°. Les spores se forment en quinze à vingt heures à cette température.

Germination des spores. — La germination des spores s'opère par bourgeonnement ordinaire (Pl. III, fig. 6). Les spores d'un

même asque, une fois mises en liberté par déchirure de la paroi de l'asque, restent généralement réunies ensemble. Au début de la germination, elles se gonflent, perdent leur forme hémisphérique et deviennent rondes. Toutefois pendant quelque temps, leur membrane reste un peu plus épaisse sur la partie de la spore qui correspondait à la face plane. Les spores produisent ensuite plusieurs bourgeons sur un ou plusieurs points de leur surface.

Aspect macroscopique des cultures en milieux solides. — Sur les milieux solides, gélose au moût, tranches de carotte, etc., la Levure produit des colonies à aspect un peu sec, d'un blanc grisâtre.

Sur gélose au moût en stries à 25°, la Levure produit au bout de trois jours une traînée d'un blanc grisâtre, à aspect sec et feutré et à bords amincis et festonnés. Après quinze jours, la colonie offre une partie centrale un peu humide et une périphérie d'aspect sec et à bords onduleux. Au bout de un à deux mois, la colonie présente dans son ensemble l'aspect d'une couche mince, d'un blanc grisâtre, terne, sèche, amincie au bord. Le centre est plus épais que la périphérie, un peu humide et parfois granuleux. La périphérie est transparente et traversée par de fins rayons avec souvent indications de zones concentriques. Le bord est onduleux et finement festonné.

Sur moût gélosé en piqûre à 25°, la Levure produit une colonie en entonnoir. Sa surface est un peu humide au centre et plus mince, d'aspect sec et parcourue par de fins rayons dans la partie périphérique. Le canal, d'abord large, s'amincit en profondeur. Il est entouré d'une gaine périphérique transparente et finement festonnée.

Colonie géante. — La colonie géante sur moût gélosé à 25°, après quinze jours, est très développée, de couleur grisâtre, légèrement jaunâtre, d'aspect sec. Le centre est plissé. La périphérie est mince, transparente et offre un bord formé de fins festons avec de profondes échancrures. Au bout de deux mois, la colonie offre une couleur gris jaunâtre, café au lait, et un aspect mat et sec. La région centrale est opaque avec un centre un peu plus sec; elle renferme de fins plissements présentant souvent eux-mêmes sur leurs deux côtés des rayons latéraux

secondaires très fins, d'épaisseurs et de longueurs différentes et irrégulièrement disposés. L'ensemble de ces plissements, souvent rayonnant autour du centre, forme une sorte de rosace ou d'étoile d'aspect plus brillant que le fond. Le bord de la région centrale est festonné avec de profondes échancrures. La périphérie de la colonie comprend trois zones : 1° une zone interne, un peu humide, grisâtre, avec de fines zones concentriques et de fins rayons à peine marqués, et un bord onduleux avec de profondes échancrures; 2° une zone moyenne, grisâtre, avec de fines zones concentriques et un bord onduleux; 3° une zone externe très mince et très transparente, d'aspect absolument sec, avec au bord des protubérances festonnées, d'aspect dendritiques.

Sur gélatine au moût à 20°, la colonie géante offre au bout d'un mois une couleur gris jaunâtre et un aspect un peu sec. Elle est plus ou moins concave et s'abaisse un peu, surtout au milieu, dans la profondeur de la gélatine, ce qui indique un commencement de liquéfaction locale de la gélatine produite par les cellules les plus âgées. Cette liquéfaction, qui devient très apparente après onze ou douze jours, s'accentue progressivement à partir de ce moment. La colonie nage alors dans la gélatine liquéfiée seulement autour de sa surface.

Après deux mois, la colonie a la dimension d'une pièce de 50 centimes. La partie centrale est cratériforme, plus humide et plus jaunâtre que la périphérie et offre au milieu de sa partie concave une sorte de noyau sec, duveteux, d'un gris jaunâtre plus pâle. La région périphérique de la colonie est mince, transparente, à bord faiblement festonné. Au bout de quatre mois, la colonie n'est pas très développée, d'un jaune café au lait surtout au centre, et présente les mêmes caractères que précédemment. La périphérie montre cependant des zones concentriques alternativement hyalines et opaques qui n'existaient pas avant. Au bout de six mois, la gélatine est entièrement liquéfiée sur toute sa surface.

Les colonies géantes sur gélose et gélatine au moût offrent donc dans cette Levure un aspect tout à fait caractéristique.

Au point de vue microscopique, les cellules développées dans ces colonies sont rondes ou ovales : beaucoup d'entre elles sont

très grosses et très allongées. On trouve des rudiments de mycélium et un très grand nombre d'asques (Pl. III, fig. 5).

Action vis-à-vis des sucres. — La Levure ne provoque aucune fermentation dans le moût de bière. Elle invertit le saccharose, mais ne donne aucun indice de fermentation dans les saccharose, dextrose, lévulose, maltose, d. mannose, lactose, d. galactose et dextrine.

Affinités. — Cette espèce présente les caractères du second groupe de la classification de Hansen. Elle forme sur les milieux liquides dès le début de l'ensemencement un voile continu, très développé : cependant ce voile reste visqueux et l'air n'y est pas intercepté comme dans les Levures du 1er groupe. A ce point de vue, la Levure serait donc un peu intermédiaire entre les deux groupes de Hansen. Mais elle se rattache par tous ses autres caractères aux Levures du 2e groupe : par l'aspect sec de ses cultures sur milieux solides, par la forme et le contenu de ses cellules, par la structure caractéristique de ses spores, enfin par l'absence de toute fonction ferment. La forme de ses spores la rapproche du genre *Pichia*, et c'est dans ce genre qu'elle devrait être incorporée, si la présence d'une copulation à l'origine de l'asque ne la rattachait au genre *Zygosaccharomyces*.

Nous désignons cette Levure sous le nom de *Zygosaccharomyces Chevalieri* en l'honneur de M. Chevalier.

Le *Zyg. Chevalieri* est la première Levure où l'hétérogénie a été rencontrée.

Saccharomyces Lindneri (nov. spec.).

Origine. — Cette espèce a été isolée des produits de fermentation du vin de gingembre où elle se trouvait avec un mycoderme. Le vin de gingembre est une sorte de bière obtenue par la fermentation des rhizomes de gingembre (*Zingiber officinale*) ; il est analogue à la Gingerbeer anglaise qui est fabriquée en Angleterre avec les mêmes rhizomes.

Formes des cellules du dépôt. — Sur moût de bière à 25°, la Levure se développe au fond du vase de culture sous forme d'un dépôt blanchâtre, abondant. Examiné au microscope au

bout de 24 heures, ce dépôt se montre formé de cellules ovoïdes ou ovales, rarement rondes, analogues aux cellules du *S. ellipsoideus*. La Levure appartient donc aussi au type *ellipsoideus* (Pl. IV, fig. 1). Les cellules ont des dimensions qui oscillent entre 4 à 9 μ de longueur, sur 4 à 8 μ de largeur. Les dimensions moyennes sont 5μ,2 de longueur sur 4μ,5 de largeur.

Au bout de trois semaines à deux mois, les cellules du dépôt prennent un aspect particulier. Elles grossissent beaucoup et on observe un grand nombre de cellules géantes, rondes ou allongées, souvent en forme de boudin (Pl. IV, fig. 2).

La Levure présente les mêmes formes de cellules sur tranches de carotte et sur moût gélosé, c'est-à-dire formes ovales ou ovoïdes; dans les vieilles cultures les cellules tendent à prendre une forme ronde (Pl. IV, fig. 3).

Températures limites pour la croissance. — Les températures limites pour le bourgeonnement sur moût de bière sont : minimum, un peu au-dessous de 5° C., et maximum, 40-41° C. Au voisinage des températures limites, les cellules présentent les mêmes formes qu'aux autres températures.

Anneau. — Sur moût à 25-30° C., la Levure forme au bout d'une dizaine de jours un anneau très faible de Levures; jamais elle ne produit de voile.

Sporulation. — La sporulation s'effectue facilement sur tranches de carotte, sur gélose de Gorodkowa et sur blocs de plâtre. La Levure cultivée longtemps sur milieux gélosés a perdu peu à peu sa fonction sporogène, comme cela arrive dans beaucoup de Levures (Lindner). Aussi les températures limites pour la sporulation n'ont-elles pas pu être étudiées. Les spores sont au nombre de 1 à 4 par asque : elles sont sphériques et ont un diamètre de 2 à 3 μ (Pl. IV, fig. 4).

Germination des spores. — La germination des spores s'effectue exactement comme dans les *S. Chevalieri* et *Mangini*. Elle est précédée généralement d'une copulation des spores (Pl. IV, fig. 5). Cependant environ un quart des spores germent isolément sans copulation préalable (Pl IV, fig. *a*, *b* et *c*). Nous figurons dans la planche quelques spores qui, une fois fusionnées,

au lieu de germer, forment directement des spores (fig. *d* à *h*). Ces figures ont été observées dans les milieux peu favorables au bourgeonnement.

Aspect macroscopique des cultures en milieux solides. — Sur gélose au moût, en stries, à 25°, la Levure produit, au bout de trois jours, une traînée d'un blanc grisâtre, large. Le centre est opaque et le bord lâchement festonné. Au bout de quinze jours à deux mois, la colonie a l'aspect d'une couche humide, blanche. Le centre est un peu surélevé et renferme de petites élévations à peine marquées. La périphérie est transparente et traversée par des rayons saillants qui dépassent souvent le bord et vont se terminer à l'extérieur en s'élargissant. Le bord est onduleux et chaque ondulation est finement festonnée.

Sur gélose au moût en piqûre à 25°, la Levure développe au bout de quinze jours une colonie en forme d'entonnoir, à surface humide. La surface comprend : 1° un centre épais et parfois concave, cratériforme, entouré d'une zone marginale plus mince, traversée par des rayons saillants qui se terminent à l'extérieur en formant chacun un feston ; 2° une zone périphérique à bords largement ondulés. Le canal s'amincit dans la profondeur de la gélose et présente une partie médiane munie de rayons qui se terminent en massue et une mince zone transparente et largement onduleuse.

Colonie géante. — La colonie géante sur moût de bière gélosé à 25°, au bout de quinze jours, est très développée, d'une couleur blanche, légèrement jaunâtre. Le centre renferme des mamelons très épais, lobés, ressemblant à des Levures en voie de bourgeonnement. La périphérie est humide et traversée par des rayons très épais, saillants, irrégulièrement disposés et se terminant en pointes. Le bord est mince et à larges ondulations.

Au bout de deux mois, la colonie est d'un gris jaunâtre, couleur café au lait, et humide. La partie centrale renferme de grosses masses proéminentes, allongées, lobées, levuriformes, qui séparent des alvéoles et en s'anastomosant forment une sorte de réseau. L'aspect réticulé est aussi net que dans la colonie géante du *S. Mangini* ; mais le réticulum est beaucoup plus épais. La portion périphérique de la colonie est plus blanche que le centre et s'amincit progressivement jusqu'au bord. Elle

comprend deux zones : 1° une zone interne très large, traversée par de fins rayons, irrégulièrement orientés et espacés, parfois groupés en petits faisceaux ; 2° une zone externe très étroite, renfermant elle-même de fins rayons qui vont se terminer à l'extérieur de la colonie en épines ou en massues. Le bord est largement onduleux.

Sur gélatine au moût à 20°, au bout d'un mois, la colonie géante est très peu développée, très surélevée, d'un blanc grisâtre. Elle commence à liquéfier légèrement la gélatine sur sa périphérie. Au bout de deux à quatre mois, elle offre un aspect très humide, blanc, à bords lobés. Après six mois, la liquéfaction de la gélatine est totale.

Au point de vue microscopique, la colonie géante offre des cellules rondes ou ovales, à contenu granuleux. On y trouve un certain nombre de cellules géantes rondes. Il n'y a pas de spores (Pl. IV, fig. 3).

Action vis-à-vis des sucres. — La Levure provoque une assez active fermentation dans le moût de bière. Elle fait fermenter les saccharose, lévulose et d. mannose, moyennement le dextrose, et n'a aucune action sur les d. galactose, lactose, dextrine et maltose.

Affinités. — Cette espèce est très voisine du *S. Mangini*. Elle ne s'en distingue guère que par la forme un peu plus arrondie de ses cellules, par certains détails de la structure de sa colonie géante et surtout par le fait qu'elle liquéfie plus vite la gélatine et fait fermenter le dextrose moins activement que le *S. Mangini*.

Nous dédions cette Levure au professeur Lindner, le savant mycologue de Berlin, avec le nom de *S. Lindnerii*.

Mycoderma Chevalieri (nov spec.)

Origine. — Cette espèce a été trouvée avec le *S. Lindnerii* dans les produits de la fermentation du vin de gingembre.

Formes des cellules du dépôt et du voile — Sur moût de bière à 25°, elle se développe rapidement et forme au bout de vingt-quatre heures un dépôt au fond du vase et un voile à la surface. Le voile apparaît d'abord sous forme de petits îlots qui ne tardent pas

à confluer et à former un voile continu qui grimpe sur les parois du vase et y produit un anneau très marqué. Ce voile est très mince, d'une couleur jaune-grisâtre, d'aspect graisseux. Il n'intercepte pas l'air. Il est très délicat et tombe au fond du vase au plus léger mouvement. Mais il se reforme bientôt après. Il présente tout à fait les mêmes caractères que le voile du *Zyg. Chevalieri*.

Examiné au bout de vingt-quatre heures, le dépôt se montre constitué exclusivement par des Levures solitaires ou réunies par deux (Pl. V, fig. 1). Celles-ci sont généralement petites, allongées, en forme de bâtonnets ou de saucisses; rarement elles sont courtes et ovoïdes; leurs dimensions varient entre 3 et 5 μ de largeur sur 4 et 14 de longueur. Les dimensions moyennes sont d'environ 3 μ,96 de largeur sur 6 μ,21 de longueur. Le contenu des cellules est très transparant avec une ou deux grosses vacuoles peu distinctes et parfois un ou plusieurs globules de graisse. Le bourgeonnement s'effectue uniquement aux deux extrémités des cellules. Ces Levures offrent donc l'aspect caractéristique des Mycodermes.

Le voile est d'abord constitué presque exclusivement de cellules de Levures : celles-ci présentent à peu près les mêmes formes que les Levures du dépôt. Elles sont un peu plus grosses et offrent des extrémités plus arrondies (Pl. V, fig. 2). Cependant elles sont rarement solitaires comme dans le dépôt et sont le plus souvent réunies par groupe, de quatre à huit cellules au plus, disposés en chaînes ou orientés en verticilles autour d'une courte chaîne basale. En outre, certaines cellules ont une tendance à s'allonger démesurément et peuvent atteindre jusqu'à 14 à 20 μ de longueur.

Au bout d'une quinzaine de jours à deux mois, le dépôt présente à la fois des formes Levures et des formes mycéliennes. Les Levures offrent toujours l'aspect décrit précédemment : elles sont le plus souvent rectangulaires, allongées; beaucoup sont très allongées. Toutefois un grand nombre de ces cellules ont une tendance à grossir et leur largeur atteint facilement 5 μ. Enfin on trouve quelques cellules géantes, sphériques, à contenu très dense et d'environ 9 μ de diamètre (Pl. V, fig. 5). Les formes mycéliennes sont parfois très développées, mais

ordinairement elles se réduisent à des filaments cloisonnés formés de quatre à cinq cellules ou même à des cellules de Levures réunies en chaînes. D'ordinaire, les extrémités de chaque cellule des filaments mycéliens bourgeonnent latéralement et donnent naissance chacune à deux à quatre cellules latérales (Pl. V, fig. 6 à 8).

Le voile s'est beaucoup modifié et offre, à côté de nombreuses

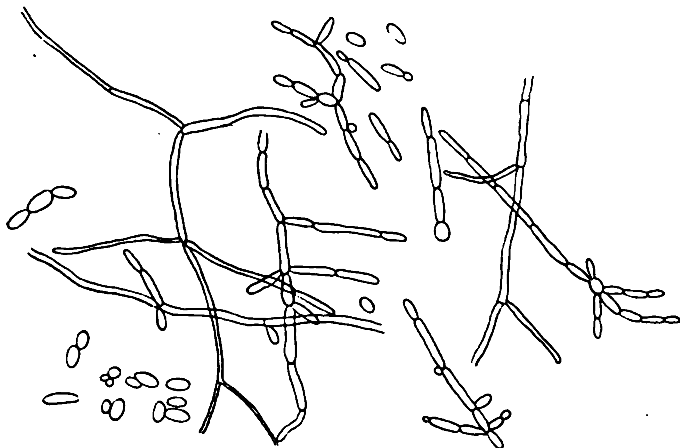


Fig. 2. — *Mycoderma Chevalieri*. Cellules du voile sur moût de bière après 3 semaines à 30°. (Grossiss. environ 1000.)

levures, un mycélium typique, très développé. Tantôt celui-ci est formé par de longs filaments cloisonnés et ramifiés, constitués par des cellules minces et allongées de 25 à 30 µ de longueur sur 2 µ de largeur, qui peuvent produire latéralement des cellules de Levures. Tantôt il est constitué par des cellules plus grosses, moins allongées, à cloisons transversales peu adhérentes, produisant chacune latéralement de nombreuses levures, et qui ne sont en réalités que des chaînes de Levures restées adhérentes. Enfin, à côté de ces formations mycéliennes, on trouve un grand nombre de Levures solitaires ou réunies par deux ou plus (Pl. V, fig. 3 et 4, et figure 2 du texte).

Le *Myc. Chevalieri* se développe facilement sur moût gélosé et sur tranches de carottes et y produit d'abord des Levures et après quelques jours un mycélium typique analogue à celui que nous venons de décrire. Il forme sur gélose de Gorodkowa des formes analogues.

Températures limites pour la croissance. — Les températures limites pour la croissance sur moût de bière sont : minimum, un peu au-dessous de 5°, et maximum, 46-57° C. Aux températures limites, les cellules conservent les mêmes formes qu'à température ordinaire.

Le *Myc. Chevalieri* ne donne jamais de spores dans les conditions où les Levures sporulent (blocs de plâtre, tranches de carottes, gélose de Gorodkowa).

Aspect macroscopique des cellules en milieux solides. — Sur tranches de carottes, cette espèce forme, au bout de trois jours à 25° C., une traînée blanche transparente, d'aspect un peu sec, à bords festonnés et amincis. Au bout d'un mois, elle couvre entièrement le substratum sous forme d'une couche épaisse, blanche, sèche, mamelonnée au milieu, amincie et festonnée aux bords.

Sur gélose au moût à 25°, en stries, la Levure se développe sous forme d'une traînée d'un blanc grisâtre, très large, sèche, à bords lâchement festonnés et transparents, à centre opaque. Après quinze jours, elle se présente sous forme d'une couche sèche, grisâtre, un peu surélevée au milieu, à bords onduleux. Au bout de deux mois, le centre prend un aspect réticulé, mésentéroïde, un peu humide, tandis que le bord, grisâtre, est plus mince et un peu onduleux ; il est formé d'une zone interne parcourue par de fins rayons, parfois un peu sinueux, et par une zone externe à stries concentriques peu marquées.

Sur gélose au moût, à 25° en piqure, la Levure forme au bout de quinze jours un développement en surface, sec, un peu plissé, à bords onduleux, et un développement en profondeur sous forme de canal assez large jusqu'à son extrémité. Le centre du canal est épais et un peu strié longitudinalement ; la périphérie est transparente, à bords unis.

Colonie géante. — La colonie géante sur moût gélosé à 25° C., au bout de quinze jours, est peu développée, sphérique, d'aspect humide. Le centre est épais, légérement jaunâtre ; la périphérie est blanche, un peu transparente et mince, à bord régulier, à peine onduleux de place en place.

Au bout de deux mois, la colonie offre un aspect très caractéristique. Le centre est d'une couleur crème jaunâtre et ren-

ferme des réticulations très fines qui lui donnent un aspect mésentéroïde. La périphérie comprend deux zones : 1° une zone interne de couleur blanchâtre, lisse ; 2° une zone externe avec des rayons qui se prolongent à l'extérieur de la colonie. La gélose se liquéfie lentement au bout de quelques mois.

Sur gélatine au moût à 20°, la colonie géante offre un aspect également tout à fait caractéristique. Au bout de quinze jours à un mois, elle est d'un blanc grisâtre, d'apparence un peu sèche. Le centre présente une sorte de réseau très saillant, d'aspect un peu mésentéroïde ; la périphérie est transparente et à bord festonné. Au bout de deux mois, la colonie est très developpée et offre la dimension d'une pièce de 5 francs. Elle est constituée : 1° par un noyau central, concave, d'un jaune café au lait, parcouru par des saillies en forme de réticulum qui lui donne un aspect mésentéroïde ; ces saillies se prolongent en festons sur le bord du noyau central ; 2° par une portion moyenne comprenant elle-même une zone interne à surélévations blanches, mésentéroïdes, plus minces que celles du centre ; 3° par une zone externe traversée par des rayons blanc grisâtre, très minces et très nombreux, un peu saillants et qui se terminent avant la périphérie ; 4° par une zone périphérique, mince, jaunâtre, très transparente, à bords échancrés dont les échancrures sont séparées par des lobes festonnés, formant de fines arborescences. L'aspect général de la colonie est un peu sec.

Au bout de quatre mois, la colonie prend une forme de plus en plus caractéristique. Le centre est blanchâtre et un peu mésentéroïde. Il offre une périphérie transparente avec des zones concentriques plus blanches. Cette périphérie est en outre traversée par des rayons très blancs dont quelques-uns, un peu plus épais et plus saillants, se prolongent jusqu'au bord de la colonie et dont les autres s'arrêtent à la périphérie du centre. Le bord du centre de la colonie est un peu onduleux.

La périphérie de la colonie est très transparente, d'une couleur café au lait et parcourue par des rayons saillants plus jaunâtres, qui sont la continuation de ceux du centre ; elle présente en outre des zones concentriques. Elle se termine par un bord finement denté. La colonie a toujours l'aspect un peu sec

d'un Mycoderme. Elle est toujours très développée. La liquéfaction de la gélatine est très nette au centre de le colonie. Elle ne devient totale qu'au bout de six mois.

Action vis-à-vis des sucres. — La Levure montre les caractères des Levures hautes. Elle provoque une légère fermentation du moût de bière. Elle fait fermenter moyennement le saccharose, faiblement le dextrose et agit assez énergiquement sur les lévulose et d. mannose. Elle n'a aucune action sur le d. galactose, lactose, maltose et dextrine.

Affinités. — Cette Levure se rapproche des Mycodermes par la rapidité avec laquelle elle forme sur les milieux liquides un voile continu, ainsi que par l'aspect de ses cellules, sa tendance à donner des formation mycéliennes et son absence de spores. Elle s'en écarte d'autre part par les caractères de son voile qui reste muqueux et n'intercepte pas l'air, par son mycélium typique et par sa fonction ferment. Il semble cependant qu'on puisse la considérer comme un Mycoderme. Nous la désignons sous le nom de *Mycoderma Chevalieri*, en l'honneur de M. Chevalier.

III. — REMARQUES GÉNÉRALES

A) Affinités. — Parmi les cinq Levures que nous avons isolées, trois d'entres elles se rapportent donc aux genre *Saccharomyces*, une au genre *Zygosaccharomyces* et la troisième au genre *Mycoderma*.

Les trois premières, *S. Chevalieri*, *Mangini* et *Lindnerii*, sont très voisines l'une de l'autre. Elles offrent toutes trois des formes cellulaires à peu près analogues, ovales, appartenant au *type ellipsoideus*. Elles forment des asques renfermant de 1 à 4 spores dont la germination est généralement précédée d'une copulation. Elles ne produisent pas de voiles sur les milieux liquides, mais seulement de faibles anneaux. Leurs colonies géantes sur moût gélosé ou gélatiné offrent une structure semblable qui ne les distingue les unes des autres que par de légers détails. Toutes trois ont les mêmes températures limites de bourgeonnement et de sporulation. Enfin toutes les trois font fermenter le moût de bière, les saccharose, dextrose,

lévulose et d. mannose et sont sans action sur les d. galactose, lactose, maltose et dextrine.

Bien qu'extrêmement voisines, ces trois levures ont cependant des caractères différentiels qui permettent de les distinguer et qui autorisent à les considérer comme des espèces distinctes. Microscopiquement, l'une, le *S. Chevalieri*, se distingue nettement des deux autres par des cellules un peu plus grosses et plus rondes, le plus souvent réunies pour petits groupes, dont les unes sont rondes et les autres allongées. Les deux autres ont, au contraire, des cellules plus petites, plus ovales et plus allongées et solitaires ou réunies par deux ou rarement plus.

Au point de vue mascroscopique, ces trois Levures se distinguent par leurs colonies géantes sur moût gélosé ou gélatiné. Par exemple, les colonies de ces trois espèces sur moût gélosé offrent au bout de deux mois, à 25°, une couleur jaunâtre, café au lait, et une structure assez semblable avec une région centrale réticulée et une région périphérique traversée par de nombreux rayons proéminents. Cependant la colonie géante du *S. Chevalieri* se distingue de celles des deux autres Levures par une couleur plus blanche et un aspect plus humide et plus brillant.

D'autre part, la colonie géante de ces trois espèces diffère par les détails de la structure de sa partie centrale et de sa partie périphérique. Dans le *S. Chevalieri*, la partie centrale offre un réseau beaucoup plus confus. Dans les *S. Mangini* et *Lindneri*, au contraire, la partie centrale de la colonie présente un véritable réseau : ce réseau est beaucoup plus épais dans le *S. Lindnerii* que dans le *S. Mangini*. Quant à la partie périphérique de la colonie, elle est traversée par des rayons terminés en pointes et s'arrêtant souvent avant le bord dans *S. Mangini*, tandis que, dans le *S. Chevalieri*, ces rayons vont jusqu'au bord et s'élargissent en se rapprochant du bord, et que, dans le *S. Lindnerii*, ils sont très irrégulièrement espacés, souvent groupés çà et là en faisceaux, et pénètrent jusqu'à l'extérieur de la colonie où ils se terminent en pointes ou en massues.

Sur moût gélatiné à 20°, on constate également des différences entre les colonies géantes de ces trois espèces, mais ces différences sont moins sensibles parce que la Levure pousse

moins bien à 20° qu'à 25°. En tout cas, le *S. Lindnerii* se distingue nettement des deux autres par le fait qu'il commence à liquéfier la gélatine au bout de peu de temps, tandis que les deux autres ne l'ont pas liquéfiée au bout de six mois. Enfin, au point de vue microchimique, le *S. Mangini* se différencie des *S. Chevalieri* et *Lindnerii* par le fait qu'il fait fermenter moins activement le saccharose que ces deux derniers.

Ces trois espèces se rapprochent beaucoup du *S. ellipsoideus*, par la forme de leurs cellules, par le mode de germination de leurs spores, ainsi que par la structure réticulée de leurs colonies géantes. Mais elles s'en différencient très nettement par leurs températures limites pour le bourgeonnement et la sporulation, par leur incapacité à former des voiles sur les milieux liquides ainsi que par leurs caractères de fermentation.

Par leurs caractères biochimiques, ces trois Levures appartiennent au deuxième groupe du genre *Saccharomyces*, caractérisé par le fait que ses représentants font fermenter les dextrose et saccharose, mais n'agissent ni sur le maltose, ni sur le lactose. Elles doivent donc être placées au voisinage des *S. Marxianus*, *exiguus*, *Zopfii*, *Coreanus* et *Jorgensinii*.

Les deux autres espèces rapportées par la mission Chevalier, les *Zygosaccharomyces Chevalieri* et *Mycoderma Chevalieri*, possèdent au contraire des caractères spéciaux qui les distinguent de toutes les autres Levures connues.

Le *Zyg. Chevalieri*, par la rapidité avec laquelle il forme un voile continu à la surface des liquides, par l'aspect un peu sec de sa colonie géante, par la forme de ses cellules et de ses spores, ainsi que par ses caractères biochimiques, appartient au second groupe de la classification de Hansen, qui comprend les genres *Pichia* et *Willia*.

Mais l'existence d'une copulation à l'origine de l'asque permet de le classer dans le genre *Zygosaccharomyces*, à coté du *Zyg. Japonicus*, Saito (1), qui lui aussi offre les caractères du second groupe de la classification de Hansen.

Quant au *Mycoderma Chevalieri*, il présente les caractères des Mycodermes.

(1) Saito, Preliminary notes on the Spore formation of the so called « Soya Kalmhefe ». *The Botanical Magazine*, 1909.

B) Caractères biologiques spéciaux. — Les Levures que nous avons isolées présentent des caractères biologiques intéressants, sur lesquels il est nécessaire d'insister ici.

a) *Sexualité.* — Au point de vue de la sexualité, l'une de ces Levures, le *Zyg. Chevalieri*, offre le curieux caractère de posséder une copulation hétérogamique qui précède la formation des asques. Lorsque nous avons décrit (1) cette copulation (mars 1911) l'hétérogamie n'était pas encore connue chez les Levures : le *Zyg. Chevalieri* nous a donc permis de démontrer pour la première fois l'existence d'une copulation hétérogamique chez les Levures. On sait que peu de temps après, Nadson et Konokotine (2) (décembre 1911) ont décrit des phénomènes analogues dans une espèce nouvelle : *Guilliermondia fulvescens*, à laquelle Sydow a donné plus tard le nom de *Nadsonia fulvescens*, le terme générique de *Guilliermondia* ayant déjà été créé par Boudier pour désigner un Ascomycète voisin du genre *Saccobolus*. De notre côté (1912), nous avons observé depuis des phénomènes de même ordre dans *Debaryomyces globosus* (3). Enfin tout récemment Konokotine (4) a décrit une copulation hétérogamique dans deux nouvelles levures : *Nadsonia elongata* et *Debaryomyces tyrocola*.

Les trois autres espèces qui sporulent (*S. Chevalieri*, *Mangini* et *Lindnerii*) n'offrent pas de sexualité à l'origine de l'asque, mais chez elles les spores se conjuguent deux à deux au moment de germer. Cette copulation, que nous considérons comme un processus compensateur de la sexualité normale qui aurait disparu, c'est-à-dire comme une *parthénogamie* au sens de Hartmann, et que nous avions déjà décrite dans les *Saccharomycodes Ludivigii*, *Willia anomala* et dans la Levure de Johannisberg II, a été récemment observée dans un très grand nombre de Levures (*S. ellipsoideus*, *intermedius*, *validus*, *vini Müntzii*, *Willianus*, *turbidans*, *Bayanus* et Levure de Johannisberg I) par

(1) Guilliermond, *loc. cit.*

(2) Nadson et Konokotine, *Guilliermondia fulvescens*, nov. spec. Comptes rendus des travaux de l'École supérieure de Médecine des femmes de Saint-Pétersbourg, 1911, et *Centrabl. f. Bakteriologie*, 1912.

(3) Guilliermond, Nouvelles observations sur la sexualité des Levures. *Arch. f. Protist.*, 1912.

(4) Konokotine, Sur deux nouvelles levures à copulation hétérogamique. *Bull. des trav.* de l'École sup. des femmes de Saint-Pétersbourg, 1913.

Tableau résumant les caractères distinctifs

	S. CHEVALIERI.
Formes des cellules du dépôt.	Rondes ou ovales, avec prédominance des formes rondes.
Dimensions moyennes des cellules du dépôt.	4μ,14 sur 5,53.
Températures limites pour le bourgeonnement.	4-5° — 40-41°.
Nombre des spores.	1 à 4 par asque.
Formes et dimensions des spores.	Rondes : 2μ,5 à 3,5.
Températures limites pour la sporulation.	8-10° — 39-40°.
Germination des spores.	Précédée d'une copulation: germent par bourgeonnement ordinaire.
Anneau et voile.	Faible anneau, pas de voile.
Colonie géante sur moût gélosé à 25°, au bout de deux mois.	Couleur blanc jaunâtre, aspect brillant. Région centrale remplie de granules. Région périphérique parcourue de larges rayons saillants s'élargissant à mesure qu'ils se rapprochent du bord. Bord finement festonné et onduleux.
Colonie géante sur moût gélatiné à 20, au bout de quatre mois.	Couleur jaune blanchâtre, aspect brillant. Région centrale granuleuse, à gros et petits granules. Région périphérique onduleuse avec rayons saillants. Ne liquéfie pas la gélatine.
Action vis-à-vis des sucres.	Fait fermenter activement les saccharose, dextrose, lévulose et d. mannose, mais pas les autres sucres.

des **S. Chevalieri, Mangini** *et* **Lindnerii.**

S. MANGINI.	S. LINDNERII.
Ovales.	Ovales, un peu plus rondes que le *S. Mangini.*
4 μ,4 sur 6,75.	4μ,1 sur 5,9.
Id.	*Id.*
Id.	*Id.*
Rondes : 2 μ à 2,5.	Rondes : 2 μ à 3,5.
Id.	?
Id.	*Id.*
Id.	*Id.*
Couleur jaune café au lait, aspect plus terne. Région centrale réticulée à réseau mince et délicat. Région périphérique parcourue par des rayons saillants larges et terminés en pointes. Bord finement festonné, onduleux, avec échancrures profondes.	Couleur jaune café au lait, aspect plus terne que dans *S. Chevalieri.* Région centrale réticulée à réseau beaucoup plus épais que dans *S. Mangini.* Région périphérique parcourue par des rayons saillants larges et terminés en pointes, mais irrégulièrement espacés et groupés en faisceaux. Bord onduleux, finement rayonné dont chaque rayon se termine à l'extrémité en pointe ou en massue.
Couleur plus jaunâtre, plus terne. Région centrale à gros granules. Région périphérique à rayons saillants. Bord à échancrures profondes et finement festonné. Ne liquéfie pas la gélatine.	Couleur plus jaunâtre, plus terne que dans *S. Chevalieri.* Petit développement. Colonie très proéminente à contour lobé. Commence à liquéfier la gélatine au bout d'un mois.
Id.	Fait fermenter activement les saccharose, lévulose et d. mannose, et moyennement le dextrose.

H. Marchand (1) dans des recherches faites sur nos conseils. Elle semble donc être très commune dans les Levures.

β) *Adaptation aux températures élevées.* — Un autre caractère biologique intéressant est le fait que les Levures rapportées par la mission Chevalier se distinguent des Levures ordinaires de nos pays par leurs températures limites pour le bourgeonnement et la sporulation. C'est ainsi que, tandis que les Levures ordinaires cessent de bourgeonner à partir de 38 à 39°, les Levures de la mission Chevalier végètent jusqu'à des températures plus élevées : 40-41° C. pour *S. Chevalieri*, *Mangini* et *Lindnerii*, 42-43° C. pour le *Zyg. Chevalieri* et 46-47° C. pour le *Mycoderma Chevalieri*.

D'autre part, ces Levures ne semblent guère croître au-dessous de 4-5° C. ; on sait au contraire que les Levures ordinaires commencent à bourgeonner à partir de 0°,3 à 3° C.

De plus, tandis que les Levures ordinaires sporulent à partir de 0°,5 à 3°, les Levures de la mission Chevalier ne commencent à sporuler qu'à partir de 8 à 10°. De même, les Levures de la mission Chevalier ne cessent de sporuler qu'à partir de températures relativement élevées, telles que 39-39° C., ce qui les distingue encore des Levures ordinaires dont les températures maxima de sporulation sont situées entre 29 à 35°.

Les Levures de la mission Chevalier sont donc, par suite de leurs conditions d'existence, adaptées aux températures élevées.

(1) H. Marchand, La conjugaison des spores chez les Levures, *Revue générale de Botanique*, 1913.

EXPLICATION DES PLANCHES

(Grossissement : environ 1 000).

PLANCHE I

Saccharomyces Chevalieri.

Fig. 1. — Levures du dépôt sur moût de bière au bout de deux jours à 30° C.
Fig. 2. — Levures du dépôt sur moût au bout de trois semaines à 30° C.
Fig. 3. — Levures de l'anneau développé sur moût de bière à 30° C.
Fig. 4. — Cellules d'une colonie géante sur gélatine au moût à 20°, au bout d'un mois.
Fig. 5. — Spores développées sur gélose de Gorodkowa.
Fig. 6. — Germination des spores sur moût de bière : *a* et *b*, spores gonflées dans l'asque; *e*, *d*, *g*, spores germant sans copulation; *e*, à *f*, divers stades de la copulation et de la germination des spores.

PLANCHE II

Saccharomyces Mangini.

Fig. 1. — Levures du dépôt sur moût à 30°, au bout de deux jours.
Fig. 2. — Levures d'une culture sur moût gélosé à 30°, au bout de trois jours.
Fig. 3. — Levures d'une culture sur tranches de carotte à 30°, au bout de trois jours.
Fig. 4. — Spores développées sur gélose de Gorodkowa.
Fig. 5. — Levures d'une colonie géante sur gélatine au moût, à 20°, au bout de deux mois.
Fig. 6. — Germination des spores : 1 à 3, spores gonflées dans l'asque; 4 à 31, divers stades de la copulation et de la germination; 32 à 35, spores germant sans copulation; 36, deux spores appartenant à deux asques différentes en voie de copuler.

PLANCHE III

Zygosaccharomyces Chevalieri.

Fig. 1. — Levures du dépôt sur moût de bière à 30°, au bout de trois jours.
Fig. 2. — Levures du voile sur moût de bière à 30°, au bout de trois jours.
Fig. 3. — Levure du voile sur moût de bière à 30°, au bout de deux mois.
Fig. 4. — Levures d'une culture sur moût gélosé à 30°, au bout d'un mois, avec quelques asques et de nombreuses formes mycéliennes,
Fig. 5. — Levures d'une colonie géante sur moût gélatiné à 30°, au bout de deux mois : asques et formes mycéliennes.
Fig. 6. — Germination des spores.

PLANCHE IV

Saccharomyces Lindnerii.

Fig. 1. — Levures du dépôt sur moût de bière à 30°, au bout de deux jours.

Fig. 2. — Levures du dépôt sur moût de bière au bout de trois semaines, à 30°.
Fig. 3. — Levures d'une colonie géante sur moût gélatiné à 30° au bout de deux mois.
Fig. 4. — Spores développées sur gélose de Gorodkowa.
Fig. 5. — Germination des spores sur tranches de carotte. Divers stades de la copulation et de la germination : *a*, *b* et *c*, spores germant sans copulation ; *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, zygospores se transformant directement en asques.

PLANCHE V

Mycoderma Chevalieri.

Fig. 1. — Levures du dépôt sur moût de bière à 30°, au bout de quatre jours.
Fig. 2. — Levures du voile sur moût gélosé à 30°, au bout de quatre jours.
Fig. 3 et 4. — Voile d'une culture sur moût gélosé à 40°, au bout de trois semaines : mycélium et Levures.
Fig. 5. — Levures du dépôt d'une culture sur moût de bière à 30°, au bout de deux mois : quelques cellules géantes à contenu très dense.
Fig. 6, 7 et 8. — Dépôt d'une culture sur moût de bière à 30°, au bout de deux mois : mycélium et Levures.

RECHERCHES

SUR LA

CONSTITUTION DE L'OVAIRE DES GÉRANIACÉES

A FRUIT ROSTRÉ

Par A. GUILLAUMIN

HISTORIQUE

L'anatomie de la fleur et du fruit des Géraniacées a été l'objet de travaux assez nombreux; en dehors des mémoires de Steinbrink et de Zimmermann qui ont trait spécialement au mécanisme de la déhiscence du fruit et des notes de de Toni et de Raunkiaer sur l'anatomie des graines, il convient de citer avant tout le « Traité d'organographie comparée » de Payer (1851-1857), le Mémoire « sur la structure du pistil des Géraniacées » de Hofmeister (1864) et les « Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur » de Van Tieghem (1867), puis les mémoires d'Hanstein, de Roux, d'Asa Gray, de Kerner von Marilaun et de Steinbrink (1).

Jusqu'à Hofmeister, tous les auteurs, y compris de Candolle, Endlicher, Bentham et Hooker, considéraient le pistil des Géraniacées comme constitué par des carpelles adhérents entre eux et soudés par une partie de leur face dorsale avec un prolongement de l'axe de la fleur, ce qu'exprimait Payer en disant que « *dans tout pistil, il y a une partie axile qui porte les ovules et une partie appendiculaire* ».

Hofmeister montra que la partie centrale de l'ovaire des Géraniacées ne saurait être un prolongement de l'axe, car, dans

(1) La bibliographie de cette question est indiquée par Knuth dans sa monographie des Géraniacées pour le *Pflanzenreich*, mais il est regrettable qu'il ait omis de mentionner les deux mémoires, pourtant si importants, de Payer et de van Tieghem.

une fleur très jeune, il remarqua précisément que cet axe s'arrêtait brusquement à la base des feuilles carpellaires.

Van Tieghem, se basant uniquement sur le trajet des faisceaux vasculaires, arriva exactement à la même conclusion : « *Au-dessus des étamines*, dit-il, *le pédicelle floral rassemble ses faisceaux en cinq groupes de trois chacun, dont un médian et deux latéraux, qui tournent leurs trachées l'un vers l'autre; l'axe disparaît donc pour donner naissance à cinq systèmes distincts, à cinq appendices.* »

L'erreur de Payer établie, Van Tieghem ne chercha pas à expliquer quelle était la valeur morphologique de la partie centrale de l'ovaire, ne discutant même pas l'opinion d'Hofmeister qui la considérait comme formée uniquement par « la partie interne des carpelles rassemblés et soudés entre eux ».

En me basant sur l'anatomie, sur le développement et sur la tératologie, je vais m'efforcer de combler cette lacune et de montrer que *la colonne centrale du fruit des Géraniacées* (ce qui reste après la déhiscence), *est un organe distinct des carpelles proprement dits ; qu'elle en est l'homologue et non une partie*, et que *la feuille carpellaire des Géraniacées à fruit rostré est une feuille à 5 phyllomes* (1).

M. le professeur Van Tieghem a bien voulu me permettre de faire dans son laboratoire ces recherches que, grâce à l'obligeance de MM. les professeurs H. Lecomte et I. B. Balfour, j'ai pu étendre aux genres exotiques : qu'ils en reçoivent ici l'expression de toute ma gratitude, sans oublier M. J. Leclair, à qui je dois la traduction du mémoire d'Hofmeister.

I. — ÉTUDE DE LA NATURE MORPHOLOGIQUE DE L'OVAIRE DES GÉRANIÉES.

Faits anatomiques.

Le pédoncule et le pédicelle présentent une structure ana-

(1) On donne le nom de phyllome à toute partie constitutive du limbe de la feuille : pinnules des feuilles bipennées, folioles des feuilles composées, stipules des feuilles stipulées, lobes recevant une grosse nervure dans les feuilles pinnatiséquées. On peut et même l'on doit, ce semble, considérer comme un phyllome chaque nervure parallèle des feuilles des Monocotylédones.

logue, c'est-à-dire cinq faisceaux distincts, disposés en cercle et entourés d'un anneau fermé de fibres scléreuses. Il faut seulement noter qu'un peu au-dessous de la bifurcation du pédoncule on voit progressivement se détacher les faisceaux des bractées. Vers le haut du pédicelle, l'anneau fibreux disparaît, puis les cinq faisceaux des sépales se détachent et se divisent presque immédiatement en deux pour vasculariser les étamines épisépales, puis les cinq faisceaux des pétales se détachent également, se dédoublant de même pour vasculariser les étamines épipétales. Van Tieghem a montré que, plus tard, il y a une interversion entre les deux cycles d'étamines, qui amène les étamines épisépales à être les plus internes.

Après que les faisceaux sépalaires, pétalaires et staminaux se sont détachés des cinq faisceaux du pédicelle, il reste au centre de la fleur cinq groupes de trois faisceaux disposés en cercle et étroitement rapprochés : un extérieur plus petit, et deux latéraux. C'est là une structure aussi différente de celle d'un pédicelle que de celle de la base d'un sépale, d'un pétale ou d'un filet staminal, et qui rappelle beaucoup plus la disposition des faisceaux dans un pétiole, en particulier dans celui des Géraniacées (1).

Rapidement le faisceau externe s'éloigne des autres et se rend à la périphérie pour vasculariser la paroi de chaque loge de l'ovaire, et on peut le suivre ensuite jusque dans les stigmates.

Les deux faisceaux latéraux se divisent ensuite en deux rameaux ; les plus internes se fusionnent rapidement l'un avec l'autre, de façon à former un faisceau cylindrique dont le bois est entièrement entouré par le liber et ne se séparent qu'au-dessous de l'insertion des ovules, pour se rendre chacun à l'un de ceux-ci. Quant aux deux rameaux vasculaires émis de chaque côté, ils se rapprochent chacun d'un rameau analogue émis par l'un des groupes de faisceaux voisins, avec lequel ils se fondent en un faisceau unique, disposé suivant un rayon et ayant le bois interne et le liber externe.

Dans le rostre pris dans son ensemble, c'est-à-dire compre-

(1) Voir Petit : le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie p. 71-76 et Pl. IV, fig. 37-45.

nant la colonne centrale et les languettes élastiques, on trouve donc cinq faisceaux à bois interne et liber externe, situés dans

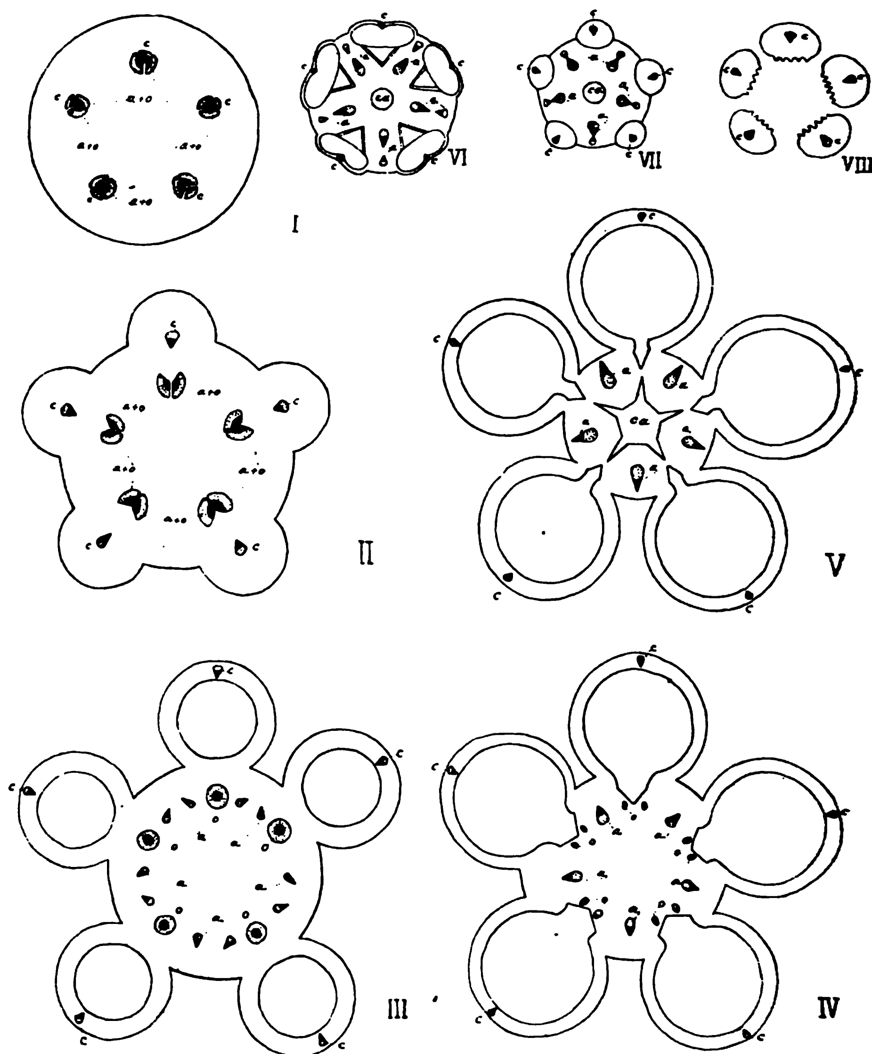


Fig. 1. — Coupes transversales schématiques montrant le trajet des faisceaux libéro-ligneux dans l'ovaire des Géraniées. — I, ovaire à sa base; II, ovaire à un niveau plus élevé; III, ovaire à la base des loges; IV, ovaire immédiatement au-dessous de l'insertion des ovules; V, ovaire au-dessus de l'insertion des ovules; VI, base du rostre; VII, haut du rostre; VIII, styles dans leur partie libre; *c*, faisceaux des carpelles; *o*, faisceaux des ovules; *a*, faisceaux de la colonne; *a* + *o*, faisceaux des ovules et de la colonne avant leur séparation; *ca*, canal axial.

les languettes et superposés aux cinq cavités triangulaires qui prolongent vers le haut les cinq loges de l'ovaire, et cinq autres,

disposés inversement et alternant avec eux. Les cinq premiers ne sont que les prolongements des faisceaux carpellaires, les cinq autres appartiennent à la colonne centrale qui persiste après la déhiscence du fruit et la chute des languettes et des graines. Plus haut, les faisceaux de la colonne se divisent diversement en deux branches qui se réunissent ensuite.

Au niveau où les styles deviennent libres entre eux, la colonne centrale finit brusquement, ses faisceaux disparaissent et ne se prolongent pas dans les styles, ainsi que l'a représenté Van Tieghem (1).

La colonne centrale est creusée dans toute sa longueur d'un canal axial fermé en haut, cylindrique dans sa partie supérieure et devenant vers le bas pentagonal à angles d'autant plus aigus que le niveau est plus inférieur. Hofmeister a montré que, vers la base, chaque angle s'entr'ouvre par une fente courte et très étroite entre les ovules d'une même loge. Les figures 391 et 392 de Van Tieghem sont donc inexactes, puisque le canal central y est représenté communiquant largement, dans toute la longueur du rostre, avec les loges ovariennes; du reste, s'il en était ainsi, il est évident qu'après la chute des languettes, il ne resterait aucune colonne centrale.

Les grains de pollen, après avoir germé sur les papilles qui garnissent la face supérieure (interne) des stigmates, émettent leurs tubes polliniques au travers du bouchon parenchymateux qui obture en haut le canal axial ; ceux-ci cheminent ensuite le long des parois du canal axial jusqu'aux fentes, d'où ils gagnent les micropyles des ovules par l'intermédiaire d'une large bande de longues papilles en forme de massue, située sur les funicules.

Les languettes qui surmontent les loges de l'ovaire ne sont donc pas des styles et n'en jouent pas le rôle : elles ne sont que des prolongements de la face externe des carpelles et ne servent qu'à la déhiscence.

Le mécanisme du décollement et du relèvement des languettes et des loges de l'ovaire a été étudié avec soin : Steinbrink et Zimmermann ont montré que les divers modes étaient dus à

(1) *Loc. cit.*, fig. 393.

des différences de structure des fibres, aussi n'y reviendrai-je pas. Toutefois il faut remarquer que lorsque la languette soulève la loge ovarienne contenant la seule graine développée, cette loge n'est pas fermée du côté interne, mais offre dans toute sa longueur une fente assez large, bien qu'insuffisante pour laisser passer la graine. La paroi de la loge ovarienne présente deux couches de fibres, les externes longitudinales, comme celles de la languette, les internes transversales et servant à écarter les bords de la fente et à permettre ainsi à la graine de s'échapper.

La base de l'ovaire, au niveau où l'on trouve cinq groupes de trois faisceaux, n'est pas, comme je l'ai indiqué, comparable à la base d'un verticille de bractées, ou du calice, de la corolle, ou de l'androcée, mais à cinq pétioles soudés entre eux. Chacun d'eux rentre dans la catégorie des pétioles trixylés, comme eût dit Pierre, or, en fait, les pétioles trixylés correspondent toujours à une feuille non pas simple, mais composée, ou tout au moins stipulée, autrement dit à plusieurs phyllomes (1). La feuille carpellaire des Géraniées ne fait pas exception et comprend les cinq phyllomes qu'il faut considérer comme cinq folioles, ou peut-être mieux comme cinq lobes très profondément découpés. Le phyllome terminal, creusé en gouttière pour former chaque loge de l'ovaire, est longuement caudé-acuminé, et c'est cet acumen qui constitue la languette. Les deux phyllomes moyens sont redressés et tordus de 90°, ce qui les oriente inversement du phyllome terminal; ils sont convexes en dessus, soudés entre eux par leurs bords internes, sauf à la base, sur une faible longueur et adhèrent par leurs bords externes avec la gouttière formée par le phyllome terminal, qu'ils transforment ainsi en cavité close, sauf la fente qui la fait communiquer avec le canal axial. Leur acumen fait saillie dans la cavité et se transforme en ovules : ceux-ci ne sont donc, chez les Géraniées comme dans tout le règne végétal, que des modifications du bord de la feuille carpellaire. Les deux phyllomes inférieurs sont plus développés que les deux médians; comme eux, ils

(1) J'ai indiqué (*Not. Syst.* II, p. 295) au sujet des Burseracées que certaines feuilles paraissant manquer de stipules pouvaient, en réalité, en avoir de soudées entièrement avec la base du pétiole.

sont relevés et tordus sur eux-mêmes de 90°, mais, soudés tous par leurs bords, ils forment une colonne creuse.

La colonne centrale du fruit des Géraniées est donc un organe formé de dix pièces dont chacune correspond à un ovule ou à la paroi de chaque loge ovarienne.

Au moment de la déhiscence, ce n'est donc pas toute une feuille carpellaire qui se détache, c'en est seulement le phyllome terminal. La fente se produisant suivant la ligne de soudure entre les phyllomes médians et le phyllome terminal, cela explique que la loge ovarienne n'est plus fermée et arrache la partie terminale des phyllomes médians (les ovules).

Faits ontogéniques.

Cette conception de la feuille carpellaire des Géraniées n'est pas uniquement une hypothèse plus ou moins ingénieuse pour expliquer la disposition et le trajet des faisceaux vasculaires dans l'ovaire et la déhiscence du fruit, elle explique aussi très facilement les faits révélés par l'étude du développement de la fleur et qu'Hofmeister a si bien mis en relief.

« Dans les boutons de *Geranium pratense*, dont les sépales mesurent d'un demi-millimètre à deux tiers de millimètre, on voit, dit-il, que l'axe de la fleur se termine par une surface plane ou très légèrement convexe et est entouré par les feuilles carpellaires présentant vers l'intérieur deux petits renflements.

« Dans un bouton un peu plus avancé, ces renflements sont aussi développés que la partie externe de la feuille carpellaire et se soudent peu à peu avec l'extrémité de l'axe qui ne change pas de forme pour cela ; en même temps, les bords des carpelles se rapprochent deux à deux, de sorte qu'il se forme un canal axial descendant jusqu'à l'extrémité de l'axe.

« Dans un bouton dont les sépales mesurent 2 à 3 millimètres, les carpelles ne sont adhérents entre eux que dans leur partie inférieure et seulement sur une très faible longueur, communiquent avec la partie inférieure du canal axial par une fente étroite et sont encore largement ouverts. Plus tard seulement, apparaissent les deux ovules insérés au même niveau à droite et à gauche de la fente et par suite formés sans aucun doute par le

tissu même des bords des carpelles repliés. Après l'apparition des ovules, et seulement alors, le canal axial s'allonge démesurément, en même temps les pointes des carpelles s'étirent en se soudant aux parois latérales, formant ainsi les cinq canaux du rostre et constituant les stigmates à leur partie supérieure. »

Dans tous ces processus, on retrouve successivement la formation de chacune des parties de la feuille carpellaire à cinq phyllomes. On voit d'abord le phyllome terminal se creuser en gouttière et les phyllomes inférieurs se redresser et se souder en une colonne centrale entourant le canal axial qui fait suite à l'axe floral, puis les phyllomes moyens se souder entre eux et avec le terminal, en ne laissant qu'une étroite fente à leur base et en donnant naissance à leur extrémité aux deux ovules, en dernier lieu l'extrémité du phyllome central se souder par les bords de sa languette avec la colonne centrale pour former le rostre.

Faits tératologiques.

Les cas de monstruosité de la fleur des Géraniées sont rares, surtout ceux qui intéressent l'ovaire. Personnellement je n'en ai jamais rencontré et on n'en connaît guère que trois, qui présentent quelque intérêt pour la connaissance de l'organisation de l'ovaire.

Chez les *Geranium Robertianum* virescents et prolifères, étudiés par Christ (1) et par Th. Durand (2), la modification des feuilles carpellaires arrive à être totale. Chez certaines fleurs (3), les carpelles ont tous repris complètement la forme de feuilles normales présentant autant de lobes que les feuilles normales. Dans d'autres fleurs (4), moins déformées, les carpelles ne présentent aucune lobation et sont réduits au phyllome terminal, à bords soudés entre eux, mais celui-ci présente un pétiole et une languette terminale particulièrement nets. Dans toutes ces fleurs, les bourgeons situés à l'aisselle des feuilles carpellaires se développent en donnant naissance chacun à une inflo-

(1) *Bot. Zeit* (1887), p. 65, taf. I, fig. 1-13.
(2) *Comptes rendus Soc. bot. Belgique* (1887), p. 36-38.
(3) CHRIST, *loc. cit.*, fig. 13.
(4) CHRIST, *loc. cit.*, fig. 10.

rescence se rapprochant plus ou moins d'une inflorescence normale,

Chez le *Geranium columbinum* étudié par Seringe (1), les



Fig. 2. — Carpelles de fleurs prolifères et virescentes de *Geranium Robertianum*. — I, carpelle entièrement transformé en feuille; II, carpelle ne présentant aucun lobe distinct mais un pétiole et une languette terminale très nets (d'après Christ).



Fig. 3. — Carpelle d'une fleur monstrueuse de *Geranium columbinum* montrant distinctement un pétiole et 5 lobes, le terminal creusé en gouttière et surmonté d'un long acumen (d'après Seringe).

feuilles carpellaires se sont séparées comme dans le cas précédent, mais on voit très nettement (2) les feuilles carpellaires présenter un pétiole et cinq lobes, les inférieurs se redressant et les moyens tendant à recouvrir le terminal creusé en gouttière et prolongé par un acumen considérable. C'est la réalisation tangible de l'idée que l'on peut se faire du carpelle des Géraniées à la suite de l'étude de l'anatomie et du développement de l'ovaire ; la seule différence consiste en ce que chaque lobe, au lieu de contracter des adhérences avec les autres, est resté presque complètement libre.

II. — ÉTUDE DE L'OVAIRE DANS LES DIFFÉRENTS GENRES

La famille des Géraniacées se divise en cinq tribus bien nettes : les Géraniées, les Biebersteiniées, les Wendtiées, les Vivianées et les Dirachmées. Toutes les Géraniées, c'est-à-dire

(1) *Ann. Sciences phys. et nat. d'Agric. et d'Ind.*, I, p. 317-8 et pl. XII, B.
(2) Seringe, *loc. cit.*, pl. XII, B, fig. 3.

les genres *Geranium*, *Erodium*, *Monsunia*, *Sarcocaulon* et *Pelargonium* et les Dirachmées qui ne comprennent que le genre monotypique *Dirachma*, ont le fruit terminé par un rostre allongé; les Biebersteiniées avec le seul genre *Biebersteinia* et les Vivianées avec l'unique genre *Viviania*, en manquent totalement; quant aux Wendtiées, on y rencontre un genre pourvu de fruits rostrés, *Rhynchotheca*, tandis que les autres, *Wendtia* et *Balbisia*, en sont dépourvus.

Geranium.

(250 espèces. Espèces étudiées : *G. columbinum*, *dissectum*, *molle*, *pyrenaicum*, *Robertianum*, *sanguineum*.)

Les modifications portent surtout sur le trajet des faisceaux, le développement et la répartition du sclérenchyme dans la colonne centrale et sur le nombre de couches de fibres scléreuses longitudinales dans les parois des loges ovariennes,

D'après le trajet des faisceaux dans la colonne centrale et leur mode de ramification, on peut diviser les espèces en deux groupes. Dans le premier (*G. dissectum*, *pyrenaicum*, *Robertianum*, *sanguineum*), les cinq faisceaux de la colonne se divisent plus ou moins haut, et sur une longueur variable, en deux branches disposées suivant un rayon, la branche externe étant plus petite et orientée inversement par rapport à l'autre, c'est-à-dire ayant le liber externe et le bois interne. Dans le second (*G. molle* et — d'après la figure de Van Tieghem — *G. longipes* = *G. collinum*), les deux branches des faisceaux de la colonne centrale sont d'abord juxtaposées et orientées dans le même sens, puis elles subissent une torsion en sens inverse l'une de l'autre, qui les rend opposées par le liber et disposées perpendiculairement à un rayon.

Le *G. columbinum* est, en quelque sorte, intermédiaire entre les deux groupes car les faisceaux de la colonne centrale, divisés très bas, ont d'abord leurs deux branches affrontées et disposées suivant un rayon dans la base du rostre, puis juxtaposées dans la partie supérieure de celui-ci.

La localisation du tissu scléreux et son développement plus ou moins grand dans la colonne centrale varie d'une espèce à

l'autre chez celles que j'ai étudiées. Chez le *G. sanguineum*, la partie de la colonne centrale interne par rapport aux faisceaux, est entièrement sclérifiée et les faisceaux externes sont entourés d'un manchon complet de fibres. Chez le *G. Robertianum*, la sclérification est moindre : la partie centrale de la

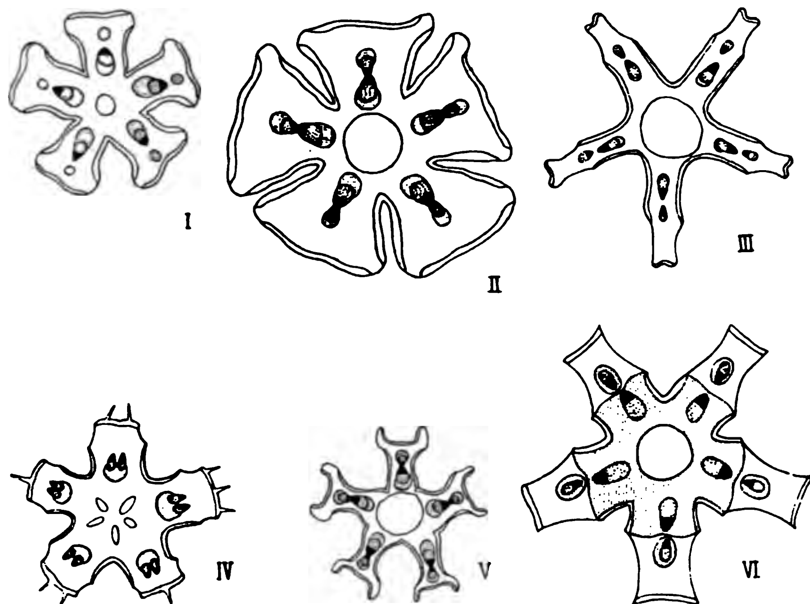


Fig. 4. — Coupes transversales de la région moyenne de la colonne centrale de quelques *Geranium* après la chute des languettes ; I, *G. pyrenaicum* ; II, *G. dissectum* ; III, *G. columbinum* ; IV, *G. molle* ; V, *G. Robertianum* ; VI, *G. sanguineum*. — Bois en noir, liber en pointillé, sclérenchyme en grisé — × 27 environ.

colonne est parenchymateuse ; au-dessus de l'insertion des ovules, les faisceaux, avant de se diviser, sont entourés d'un manchon scléreux dont les deux moitiés recouvrent les libers des deux branches des faisceaux après leur division, puis se rapprochent en un manchon unique dans la partie supérieure du rostre, où les deux branches des faisceaux se sont réunies. La sclérification est encore moindre chez le *G. dissectum* et, dans la partie supérieure du rostre, où les deux branches des faisceaux sont affrontées mais non confondues, il n'y a que quelques fibres du côté interne. On n'en trouve même pas chez le *G. pyrenaicum*.

Chez le *G. molle*, la répartition du tissu scléreux est modifiée par le trajet des faisceaux : à la base, les faisceaux non divisés

sont accompagnés d'un arc interne bien développé de fibres scléreuses. Cet arc est commun aux deux branches des faisceaux, quand celles-ci sont juxtaposées; il est, au contraire, interposé entre elles quand elles sont opposées. Chez le *G. columbinum*, le sclérenchyme ne se trouve que dans la partie inférieure de la colonne, lorsque les deux branches des faisceaux sont disposées suivant un rayon ; encore est-il très peu accentué et ne forme-t-il qu'un arc accompagnant le liber de la branche la plus interne.

Les parois des loges ovariennes présentent toujours deux sortes de fibres, les plus internes transversales, les plus externes longitudinales et à l'extérieur une région parenchymateuse et plus ou moins ornementée de raies ou de plis.

Les fibres transversales ne présentent guère qu'une seule couche, mais il y a presque toujours plusieurs couches de fibres longitudinales : on en trouve une ou deux chez *G. sanguineum*, *molle* et *columbinum*, deux ou trois chez *G. pyrenaicum*, trois ou quatre chez *G. Robertianum*.

Il faut noter, en outre, que j'ai constaté sur une faible longueur la fragmentation du canal axial en cinq canaux disposés en étoile dans la partie moyenne de la colonne centrale du *G. molle* et dans la partie supérieure de celle du *G. columbinum*.

Erodium.

(60 espèces. — Espèce étudiée : *E. cicutarium*.)

A la base du rostre, les cinq faisceaux de la colonne sont déjà divisés; les deux branches, disposées suivant un rayon, sont d'abord affrontées, puis s'éloignent pour se rapprocher de nouveau et se confondre vers le haut du rostre.

La paroi des loges ovariennes présente, comme chez les *Geranium*, deux sortes de fibres : les unes internes et transversales, les autres externes et longitudinales ne formant chacune qu'une seule couche.

Monsunia.

(29 espèces. — Espèce étudiée : *M. angustifolia.*)

L'organisation est la même que dans les genres précédents, sauf quelques différences de détail.

A la base de l'ovaire, alors que les loges ne sont représentées que par une étroite fente, les deux faisceaux dont la réunion formera les cinq faisceaux de la colonne centrale sont accompagnés, en dehors, d'un arc scléreux commun et, en dedans, d'une masse scléreuse plus considérable, présentant une courte saillie entre les deux faisceaux. Ceux-ci, après s'être réunis au dessous de l'insertion des ovules, se divisent rapidement en deux branches disposées suivant un rayon et affrontées par leur bois, la plus externe étant toujours plus réduite que l'autre.

Toute la partie de la colonne centrale interne, par rapport à ces faisceaux, est sclérifiée et le faisceau externe est accompagné en dehors d'un arc scléreux eutourant son liber. Le sclérenchyme diminue rapidement à mesure qu'on s'élève dans la colonne et, vers le milieu de celle-ci, n'est plus représenté que par un arc scléreux entourant le liber des branches internes des faisceaux.

La paroi des loges de l'ovaire comprend deux sortes de fibres, les plus externes, longitudinales, formant plusieurs couches.

Sarcocaulon.

(6, peut-être 7 espèces.)

Les fruits sont si rares dans les herbiers de France, d'Angleterre et de Suisse, qu'il m'a été impossible d'étudier ce genre.

Pelargonium.

(252 espèces. — Espèce étudiée : *P. inquinans* et formes horticoles s'y rattachant, selon toute vraisemblance.)

Le trajet des faisceaux et leur ramification sont identiques à ce que j'ai observé chez l'*E. cicutarium*.

A la base de l'ovaire, chaque groupe formé par les faisceaux des ovules et les faisceaux de la colonne réunis, est séparé du groupe voisin par une masse scléreuse. Dans la partie supérieure de l'ovaire les faisceaux sont entourés vers le dedans d'un large arc scléreux.

La paroi des loges de l'ovaire comprend, comme dans les autres genres, deux sortes de fibres : les unes transversales et internes, les autres longitudinales et externes; ces dernières forment trois ou quatre couches.

Toutes les Géraniées présentent donc un type d'organisation très uniforme, qu'on peut caractériser ainsi dans ses points essentiels : colonne centrale creusée en son centre d'un canal axial, présentant dans toute sa longueur cinq faisceaux provenant de la fusion de deux faisceaux et orientés le bois en dehors et le liber en dedans; loges de l'ovaire prolongées vers le haut, présentant une fente interne au moment de la déhiscence du fruit, à parois présentant des fibres transversales internes et des fibres longitudinales plus externes; languettes occupées presque entièrement par des fibres longitudinales qui, à maturité, les relèvent et souvent les tordent en tire-bouchon.

Rhynchotheca.

(1 seule espèce : *R. spinosa*. — Variété étudiée : var. *integrifolia*.)

Le fruit, bien que ressemblant à celui des Géraniées par son rostre, en est cependant bien différent. Les loges de l'ovaire sont surmontées par une languette comme chez les Géraniées, mais ne se prolongent presque pas vers le haut; en outre, au moment de la déhiscence, elles restent fermées et ne présentent pas de fente longitudinale interne ; par suite, il est logique de trouver dans leur paroi un anneau scléreux fermé, ne comprenant qu'une seule sorte de fibres : des fibres longitudinales. Des deux côtés de chaque loge de l'ovaire, puis de chaque languette, jusque assez haut dans le rostre, il existe deux cordons de tissu fortement sclérifié formant bourrelet.

La colonne centrale ne présente que vers le haut un canal axial ; vers le bas, il n'y a ni cavité, ni lacune, ni tissu parenchymateux spécial pouvant servir de tissu conducteur des tubes polliniques, en sorte qu'on peut se demander si les languettes ne jouent pas ici le rôle de style.

Vers la base seulement de la colonne centrale, il existe des faisceaux orientés comme chez les Géraniées, c'est-à-dire à bois interne et liber externe ; mais, au lieu de se fondre deux à deux en cinq faisceaux, ils restent distincts tous les dix. Ils sont entourés de sclérenchyme qui envahit toutes les arêtes de la colonne.

En résumé, les différences avec les Géraniées se réduisent à ceci : 1° que les faisceaux de la colonne centrale au lieu de se fondre deux à deux, restent distincts ; 2° que la colonne centrale, tout en étant analogue par son organisation générale, semble différente par sa fonction.

Dirachma.

(1 espèce *D. socotrana*.)

Tandis que, chez les *Rhynchotheca*, la colonne centrale était creusée dans sa partie supérieure d'un canal axial rappelant celui qui en occupe toute la longueur chez les Géraniées, il n'en existe pas trace, même à l'extrémité supérieure, chez les *Dirachma* ; par contre, les loges de l'ovaire, au nombre de huit au lieu de cinq, sont prolongées vers le haut par huit cavités, mais il ne semble guère que les languettes qui les recouvrent soient constituées par des fibres scléreuses. Comme chez les *Rhynchotheca*, les faisceaux de la colonne restent distincts et ne se fondent pas deux à deux, mais ils ne s'élèvent que très peu dans la colonne. La partie interne de celle-ci n'est nullement sclérifiée.

Je n'ai pu étudier l'organisation des loges de l'ovaire, mais d'après l'observation macroscopique du type qu'a bien voulu me confier M. le professeur I. B. Balfour, il est évident que chaque loge, au moment de la déhiscence du fruit, n'est pas fermée, comme chez les *Rhynchotheca*, mais ouverte par une fente longitudinale, comme chez les Géraniées, particularité qui

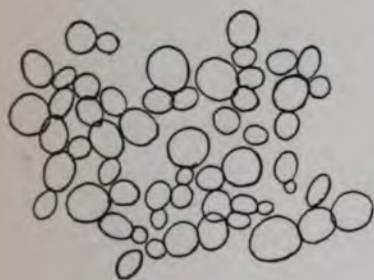
laisse pressentir que la paroi des loges de l'ovaire doit renfermer des fibres transversales tendant à faire entr'ouvrir les bords de la fente.

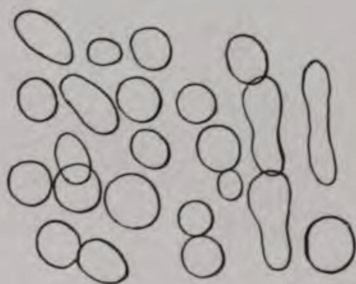
Par certains caractères (loges de l'ovaire prolongées vers le haut et présentant sans doute une fente interne au moment de la déhiscence du fruit) les *Dirachma* se rapprochent donc des Géraniées, tandis que par d'autres (faisceaux de la colonne distincts et non fondus deux à deux, canal axial nul) ils s'en éloignent et rappellent les *Rynchotheca*.





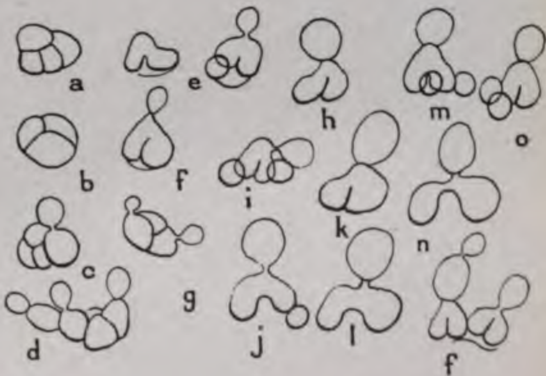
1 2





3 4



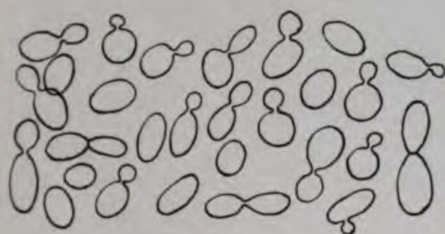


5 6

Guilliermond del.

Saccharomyces Chevalieri.

MASSON ET Cie, ÉDITEURS



1



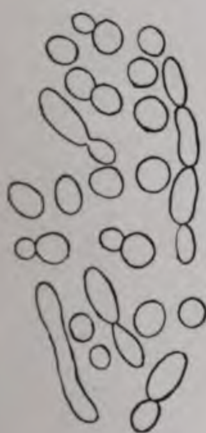
2



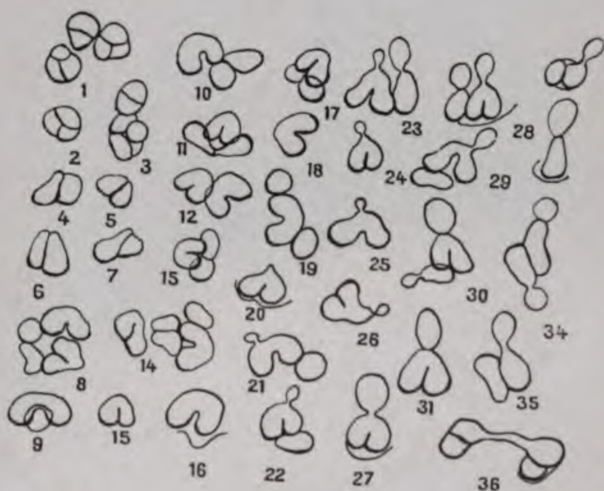
3



4



5



6

Guilliermond del.

Saccharomyces Mangini.

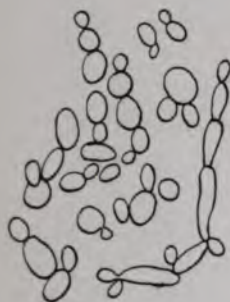
MASSON ET Cie, ÉDITEURS



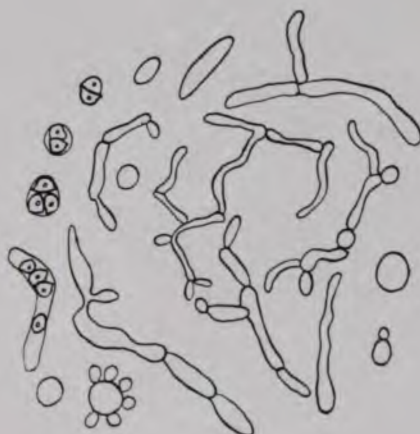
1



2



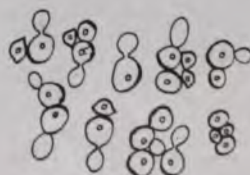
3



4



5

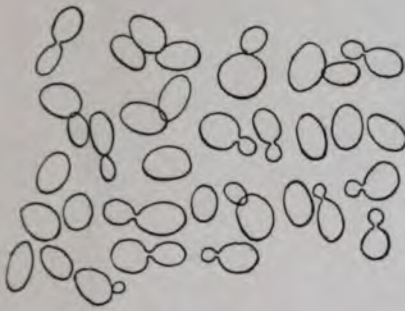


6

Guilliermond del.

Zygosaccharomyces Chevalieri.

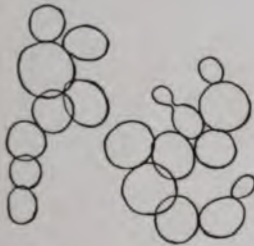
MASSON ET Cie, ÉDITEURS



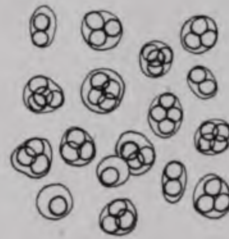
1



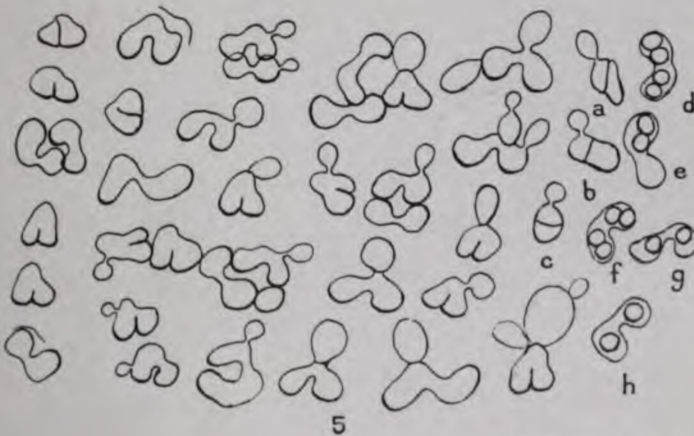
2



3



4

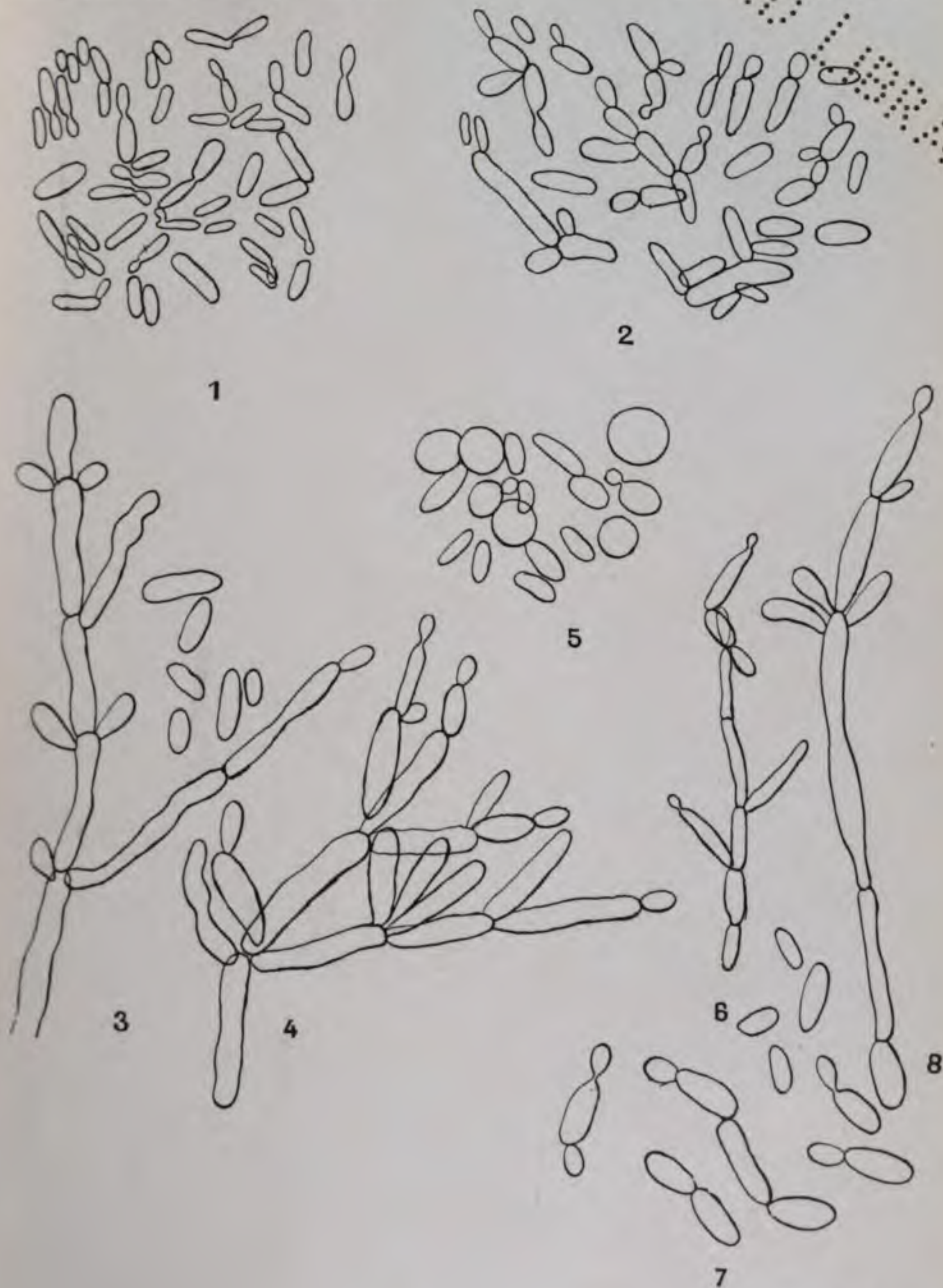


5

Guilliermond del.

Saccharomyces Lindnerii.

MASSON ET Cie, ÉDITEURS



Guilliermond del.

Mycoderma Chevalieri.

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

ÉTUDES

SUR LA

SEXUALITÉ DU HOUBLON

Par Julien TOURNOIS

INTRODUCTION

LINNÉ a créé le genre *Humulus* pour le Houblon vivace qui croît en abondance dans nos haies; il en a donné les caractères et il a nommé l'espèce *Humulus Lupulus*.

Ce Houblon est une plante grimpante, à sexes séparés, dont les fleurs femelles, groupées en inflorescences compactes semblables à des chatons, se transforment à maturité en *strobiles* ou *cônes*. Les bractées qui forment ces cônes sont couvertes de glandes à *lupuline*, substance aromatique qui joue un rôle important dans la fabrication de la bière.

DE CANDOLLE (1869) décrit deux autres espèces du genre *Humulus*, toutes deux originaires de l'Asie Orientale.

L'une, *H. cordifolius* Miq. (MIQUEL, 1865), découverte au Japon et retrouvée depuis en Chine et dans la Sibérie Orientale, ne semble être qu'une variété de *H. Lupulus*; elle possède comme celle-ci des glandes à lupuline et est vivace comme elle; elle n'en diffère que par la forme des feuilles qui ne sont jamais lobées et ressemblent aux feuilles des pousses de première année de notre Houblon indigène.

L'autre espèce, *H. japonicus* Sieb. et Zucc. (SIEBOLD ET ZUCCARINI, 1847), découverte également au Japon et signalée en Sibérie, en Chine et à Formose, diffère essentiellement de notre espèce indigène. Les cônes, plus lâches, ne renferment pas de

lupuline; les graines, plus grosses, rappellent celles du Chanvre; la tige, herbacée, est à peine grimpante; enfin la plante est annuelle sous nos climats.

Il existe une variété horticole de *H. japonicus*, c'est la forme *H. japonicus*, var. *foliis variegatus*, à feuillage panaché. C'est un des cas, assez rares dans le règne végétal, où le caractère de panachure se transmet intégralement à la descendance.

L'espèce indigène *H. Lupulus* est cultivée pour les cônes femelles et la lupuline qu'ils renferment. Cette culture, très répandue en Alsace, dans l'Allemagne du Sud et en Bohême, existe également dans le Nord de la France, en Belgique et en Angleterre; elle s'est également propagée dans l'Est de la France jusqu'en Bourgogne; enfin l'usage de la bière a entraîné la culture du Houblon dans l'Amérique du Nord jusqu'en Californie, et aussi en Australie. On a décrit de très nombreuses formes cultivées, mais, comme nous le verrons dans la suite, elles diffèrent très peu les unes des autres, et l'espèce *H. Lupulus* peut être considérée comme très homogène.

L'espèce *H. japonicus* a été importée en Europe, vers 1880, par la maison Thiébaut-Legendre de Paris et cultivée comme plante d'ornement; M. Cornu l'a présentée en 1885 à la Société d'Horticulture. Elle offre un certain intérêt horticole parce qu'elle n'atteint son plein développement que très tard en saison et peut constituer de beaux massifs de verdure à une époque où les feuilles de la plupart des autres plantes commencent à disparaître.

C'est en 1893 que la maison Friedrich Römer, à Quedlinburg, mit dans le commerce la variété à feuillage panaché, aussi vigoureuse que l'espèce à feuilles vertes et portant des feuilles tachées de blanc ou de rouge ou même quelquefois totalement blanches; cette plante donne un feuillage d'un coloris assez varié pour trouver place parmi nos belles plantes ornementales.

Au point de vue de la structure florale, le Houblon présente de grandes analogies avec le Chanvre; d'autre part, l'absence de laticifères, commune à ces deux plantes, fait des deux genres *Humulus* et *Cannabis* un groupe à part, voisin des Urticacées et des Moracées, et dont beaucoup d'auteurs, notamment DE

Candolle, puis Engler et Prantl (1894), ont fait la famille des Cannabinées.

Le but du présent travail est l'étude de la sexualité chez le Houblon, plus exactement chez les deux espèces principales du genre *Humulus* : l'espèce vivace, *H. Lupulus* L., et l'espèce annuelle, *H. japonicus* Sieb. et Zucc.

Cependant, comme l'analogie de ces deux plantes avec le Chanvre est assez grande pour qu'une étude de la sexualité du Houblon soit facilitée et complétée par la même étude sur le Chanvre, j'ai fait, parallèlement à mes recherches sur le Houblon, des recherches sur le Chanvre dont les résultats d'ensemble seront publiés ultérieurement. Pour ce qui est du Chanvre, je ne signalerai, dans le présent travail, que les faits de nature à préciser ou à généraliser les conclusions où m'auront conduit les observations ou expériences faites sur le Houblon.

L'étude de la sexualité du Houblon soulève en effet divers problèmes dont voici les principaux.

On a déjà signalé, outre les plantes strictement dioïques, l'existence de formes plus ou moins complètement monoïques, d'ailleurs pour la plupart insuffisamment décrites; il importe de savoir comment et jusqu'à quel point elles diffèrent du type normal, tant au point de vue morphologique qu'au point de vue fonctionnel. L'apparition spontanée de ces formes ou leur production expérimentale permettent d'envisager le problème du déterminisme sexuel de façon plus concrète et de rechercher dans quelles conditions on peut modifier le sexe des plantes étudiées, sinon jusqu'à la transformation d'un sexe dans l'autre, du moins jusqu'à l'apparition de fleurs des deux sexes sur des individus primitivement unisexués.

La présence de graines dans les cônes du Houblon utilisés par la brasserie, graines formées le plus souvent dans des conditions qui semblent très défavorables à la fécondation, a fait envisager depuis longtemps l'hypothèse du développement parthénogénétique de ces graines. Il importait de chercher à préciser les diverses causes possibles du développement de l'embryon et les conditions de la formation des graines chez les plantes étudiées.

Outre son intérêt théorique, ce problème prend un intérêt pratique tout particulier pour le Houblon cultivé, par le fait que la présence de graines dans les cônes est de nature à diminuer leur valeur marchande, tout au moins sur certains marchés. A cela se rattache la question de la culture du Houblon mâle, prohibée dans l'Europe centrale, pratiquée en Belgique et en Angleterre.

Enfin le fait, bien connu des brasseurs, que le pourcentage des graines varie dans de très larges proportions dans les cônes de provenance ou de race différentes se rattache aussi au problème de la formation des graines. Il y a lieu de rechercher comment se comportent à ce point de vue les diverses races culturales et quelle est en même temps la valeur réelle des autres caractères qui distinguent ces races.

Le présent travail comprend trois parties :

1° *Étude de la floraison et des conditions de l'apparition des fleurs et des éléments sexuels*;

2° *Étude des conditions du développement de l'embryon*;

3° *Étude de la formation du cône chez les différentes sortes de Houblon cultivé.*

Dans la première partie, j'étudierai d'abord les conditions d'apparition des fleurs et les phénomènes de progenèse qu'il est possible de provoquer sur l'espèce annuelle.

Je compléterai et je préciserai la description des phénomènes morphologiques et cytologiques de la formation des éléments sexuels. Je ferai l'étude aussi complète que possible des variations spontanées du type normal, tant de celles qui ne modifient pas la sexualité, que de celles où les fleurs des deux sexes sont réunies sur le même individu.

Enfin, l'observation d'une série de variations sexuelles apparues sur le Houblon japonais et le Chanvre dans des conditions expérimentales définies, me permettra de montrer dans quelle mesure on peut modifier le sexe de ces deux plantes et quelle peut être à ce point de vue l'action des facteurs externes ou des facteurs internes, et particulièrement quel peut être le rôle de la pression osmotique.

Dans la seconde partie, je discuterai l'hypothèse de la parthé-

nogenèse à l'aide d'arguments tirés d'observations et d'expériences précises et j'étudierai le phénomène de la fécondation.

Puis, j'étudierai l'action possible du pollen d'espèces étrangères sur l'ovule du Houblon commun et le développement de cet ovule par l'action du pollen de Chanvre ou de Houblon japonais.

Dans la troisième partie, je rechercherai l'influence, au point de vue pratique, de la fécondation sur le développement du cône et discuterai la valeur des classifications des races culturales basées sur la structure des cônes ou sur d'autres caractères.

La question de la sexualité du Houblon a déjà préoccupé de nombreux auteurs, mais les différents mémoires ou notes qui ont été publiés sur ce sujet sont loin d'avoir tous la même valeur. Je laisserai systématiquement de côté toutes les notes parues dans divers journaux de brasserie anglais, allemands ou français qui n'apportent pas de faits ou d'arguments précis pour l'étude que je me propose de faire.

Parmi les ouvrages ou mémoires dont je serai amené à tenir compte, les uns, tels que ceux de LERMER et HOLZNER (1893), de ZINGER (1898), etc., sont conçus à un point de vue purement botanique, et n'ont trait qu'à une ou quelques-unes des questions que je me propose d'étudier; ils seront résumés dans les divers chapitres avec lesquels ils ont des points communs. D'autres sont des ouvrages d'ensemble sur le genre *Humulus* ou le plus souvent sur le Houblon commun envisagé comme plante de grande culture; je signalerai ici même les plus importants.

Un des plus anciens traités sur le Houblon est celui de ERATH (1847), traduit par NICKLES et publié dans la « Bibliothèque du Cultivateur ». Outre des conseils pratiques de culture, on y trouve une description succincte du Houblon et un essai de classification des formes cultivées.

Le traité de FRUWIRTH (1888), où la partie pratique tient encore la plus grande place, donne des détails botaniques plus précis et plus complets et une liste plus détaillée des formes culturales.

Dans une seconde édition (1908), l'auteur fait une plus large part à l'étude botanique.

Gross (1899) fait l'historique de la culture du Houblon et traite des conditions de cette culture.

Mais l'ouvrage le plus important qui ait été publié jusqu'ici sur le Houblon est sans conteste le traité de Braungart (1901), volume imposant dans lequel l'auteur a groupé toutes nos connaissances relatives au genre Humulus et à la lupuline. La plus grande partie de l'ouvrage est consacrée à la chimie de la lupuline, aux applications industrielles et médicinales, à la culture et à la conservation du Houblon; mais il renferme en outre une partie historique très documentée et une étude botanique très complète ; dans cette dernière partie, l'auteur donne une description précise et détaillée des diverses espèces du genre *Humulus* et, au sujet de l'espèce *H. Lupulus*, il discute avec de nombreux arguments nouveaux les questions de la culture des pieds mâles et de la parthénogenèse.

La vaste documentation de cet ouvrage, qui représente de longues années de travail, m'a rendu de grands services au cours de cette étude et je tiens à rendre ici même hommage à son auteur.

Enfin, pour tout ce qui concerne l'étude pratique du Houblon, il convient encore de citer les noms de Strebel (1887), Krauss, Remy, Neumann, Stambach, Chodounsky (1900), Percival (1901), Wagner (1905).

Quant aux matériaux qui m'ont servi de point de départ pour ces recherches, je me suis efforcé d'en varier le plus possible la nature et la provenance, afin de pouvoir tenir compte de tous les phénomènes spéciaux à une lignée ou à une race particulières.

Pour le Chanvre et le Houblon japonais, les graines initiales provenaient de la maison Vilmorin ou de divers jardins botaniques européens; dans la suite, je n'utilisai que des graines récoltées sur des plantes que je cultivais moi-même.

Dans toutes mes expériences je n'ai comparé entre elles que des plantes issues de graines récoltées sur le même pied.

Pour le Houblon commun, j'ai fait quelques expériences et observations dans les houblonnières de Chaignay (Côte-d'Or), Mais la plupart des recherches furent faites aux environs de Paris sur les plantes suivantes :

1° Des Houblons provenant de semis faits soit avec des graines sauvages, soit avec des graines de divers jardins botaniques européens, soit avec des graines prises sur des cônes d'origines culturales variées.

2° Des boutures de provenances diverses, principalement : des boutures prises en Bourgogne, dans les houblonnières de Chaignay; des boutures d'origine anglaise ; des boutures d'origine alsacienne ou allemande (1).

Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de l'École Normale Supérieure, dirigé par M. MATRUCHOT, professeur à la Sorbonne. Ce m'est un très agréable devoir de lui exprimer ici ma profonde reconnaissance pour les encouragements et les conseils qu'il m'a toujours prodigués.

M. L. BLARINGHEM, professeur d'Agriculture au Conservatoire des Arts et Métiers, a suivi tout mon travail avec une constante sollicitude ; il m'a tout d'abord encouragé à entreprendre l'étude du Houblon, puis m'a fait profiter largement de sa grande expérience de toutes les questions d'évolution et de biologie générale ou agricole : enfin il m'a facilité la réalisation pratique d'un grand nombre de recherches en mettant à ma disposition des parcelles de ses champs d'essais de Villacoublay. Je suis heureux de lui exprimer ici toute ma gratitude.

Beaucoup de cultures ont été faites soit au jardin du Laboratoire de Physique végétale de Meudon (Bellevue), soit au parc qui y est rattaché. Je prie M. Daniel BERTHELOT, directeur de ce Laboratoire, d'accepter mes sincères remerciements pour l'hospitalité qu'il m'a très obligeamment offerte.

Pour terminer, je tiens à adresser un hommage ému et reconnaissant à la mémoire de mon père. Agriculteur éclairé,

(1) Grâce à l'obligeance de la Deutscher Hopfenbau Verein, à Nuremberg, j'avais pu obtenir l'envoi d'une abondante collection de sortes de Houblon cultivées en Allemagne et en Bohême ; malheureusement la plupart des boutures furent tuées par un séjour prolongé en douane.

il s'était vivement intéressé à la culture du Houblon ; c'est auprès de lui que je me suis familiarisé avec les questions techniques de cette culture, et que j'ai entrevu les divers problèmes de botanique appliquée qu'elle soulève.

PREMIERE PARTIE

FLORAISON, FLEURS ET ÉLÉMENTS SEXUELS

CHAPITRE PREMIER

DURÉE DE LA PÉRIODE VÉGÉTATIVE PHÉNOMÈNES DE PROGENÈSE EXPÉRIMENTALE

Étudions d'abord l'évolution des espèces annuelles : le Houblon japonais, et le Chanvre par comparaison.

Expériences sur le Houblon japonais.

Sous nos climats le Houblon japonais doit être semé de très bonne heure si on veut qu'il atteigne son plein développement. Les jeunes plantules sont d'ailleurs très résistantes au froid et on peut faire les semis dès le mois de mars. La germination est lente et les cotylédons ne sortent guère de terre que trois semaines après les semis ; cette période peut être réduite par des cultures en serre. Les débuts de la végétation sont lents et dans le courant de juin la plante ne dépasse guère 30 centimètres ; mais fin juin et surtout en juillet la végétation s'accélère, les tiges s'allongent avec une rapidité surprenante et en août peuvent atteindre 4 à 5 mètres.

Les fleurs apparaissent en général dans le courant d'août : soit des grappes très fournies de fleurs mâles, soit des chatons femelles le plus souvent réunis en grappes, et d'où partent de longs stigmates.

L'époque de la floraison varie assez peu ; si la température a été favorable, certaines formes précoces peuvent fleurir dès le mois de juillet ; mais la plupart des plantes fleurissent dans la deuxième quinzaine d'août, sauf dans les années froides et humides où la floraison peut être retardée jusqu'au début de septembre.

Comme on le voit, la durée de la période végétative est assez longue, puisqu'elle peut atteindre quatre à cinq mois; mais ce

chiffre est un maximum et peut être réduit dans de très larges proportions si l'on change les conditions de végétation. La période de croissance et la taille seront déjà considérablement réduites si les semis sont faits tardivement. Des semis faits en juin, par exemple, fleurissent à la même époque que les autres, en août ou septembre, la taille des plantes ne dépassant pas un mètre.

a) *Cultures d'hiver.* — Mais cette réduction sera encore plus marquée si les semis sont très précoces, faits en février ou même en janvier. Les fleurs apparaissent alors sur des plantes très jeunes dont la croissance reprend après cette floraison. On se trouve en présence de phénomènes du même ordre que ceux que Giard (1887) a réunis sous le nom de *progenèse*.

Dès le début de mes recherches, en 1910, mon attention fut attirée sur cette question. Voulant étudier la biologie de *H. japonicus*, et craignant, d'après les renseignements que j'avais pu recueillir, que les plantes ne pussent fleurir dans l'année, j'avais fait des semis en serre très précoces, fin février.

La germination fut assez régulière et les plantes furent élevées en plein air dès que la température le permit ; mais la croissance fut très ralentie en mars et avril particulièrement froids cette année-là. En mai, les plantes n'avaient guère que 20 centimètres et étaient peu ou pas ramifiées. A ce moment, la croissance reprit très active, et j'observai une première floraison sur un certain nombre des plantes, environ 10 sur 50.

Les fleurs, tant mâles que femelles, étaient disposées, non pas en grappes terminales, mais à l'aisselle des trois ou quatre derniers nœuds, par groupes de deux ou d'un petit nombre de fleurs. Les fleurs mâles, régulièrement conformées, flétrirent et se desséchèrent avant d'avoir donné du pollen. Les fleurs femelles, qui paraissaient normales, ne purent ainsi être fécondées.

La floraison s'arrêta assez rapidement sur presque toutes ces plantes qui continuèrent à se développer et fleurirent à nouveau en août. Pour deux plantes cependant, la floraison fut presque continue. Sur une plante mâle, les fleurs réapparues en juin étaient encore disposées par petits groupes à l'aisselle des

feuilles, mais peu à peu les inflorescences se régularisèrent et en août la plante ne se distinguait pas des autres. Un pied femelle présenta en juin des chatons qui, fécondés, se développèrent en cônes lâches comparables à des épis portant des graines fertiles; en août, cette plante devint aussi tout à fait régulière.

Ces premières observations montrent déjà dans quelles larges limites peut varier la période purement végétative de la vie du Houblon japonais.

En 1911, deux lots de graines furent semés à 15 jours d'intervalle, le 5 et le 20 février. Le premier lot était constitué par des graines du commerce, le second par des graines de provenances variées, à savoir :

1° Graines précoces récoltées en juillet 1910;

2° Graines tardives provenant du même individu que le précédent;

3° Graines provenant d'autres individus.

Dans ces semis les fleurs ont commencé à apparaître dès le mois d'avril sur des plantes dont la taille ne dépassait pas 15 centimètres et qui n'avaient que cinq, ou même quatre paires de feuilles. Les premières fleurs se formaient à l'aisselle des nœuds inférieurs, le troisième ou le quatrième en général, puis successivement aux nœuds suivants, au fur et à mesure qu'ils se développaient.

Sur 50 graines semées dans chaque lot :

	Lot n° 1	Lot n° 2.
Ont germé	20	20
Étaient en fleurs au 1er mai	10	4
— — 15 —	10	9

La proportion des individus en fleurs s'est trouvée sensiblement la même parmi les plantes des lots I et II et parmi les plantes d'origine différente du lot II; autrement dit, je n'ai observé aucune différence provenant de la nature des graines employées.

Ces fleurs précoces présentaient en outre des anomalies très intéressantes, qui seront étudiées dans un des chapitres suivants.

La floraison anormale s'est prolongée jusqu'en juin et n'a cessé qu'après avoir donné depuis la fin mai une récolte très abondante de graines très précoces. Toutes les plantes en expé-

rience ont de nouveau fleuri en août, en même temps que les plantes provenant de semis de mars ou avril faits avec des graines de même provenance et qui avaient toutes évolué normalement.

En 1912, des semis furent faits dès le mois de janvier, en 2 lots qui furent mis en terre à 15 jours d'intervalle, le 10 et le 25 janvier, et élevés dans une serre à 10-12° jusqu'à la belle saison. Les fleurs sont apparues sur des plantes plus jeunes encore. Dès le 15 mars, les fleurs étaient reconnaissables sur certaines plantes dont la taille hors de terre ne dépassait pas 3 centimètres et qui n'avaient que 3 paires de feuilles développées; j'ai même, dans quelques cas, observé des fleurs dès le deuxième nœud au-dessus des cotylédons ; de plus, toutes les plantes qui ont germé ont fleuri avant le 15 mai. Enfin, il arrivait fréquemment que la tige principale se transformait en grappe florale et cessait de croître (fig. 1) ; la floraison reprenait et continuait sur les rameaux axillaires du premier au deuxième nœud.



Fig. 1. — Pied femelle d'une culture d'hiver de 1912.
(Inflorescence terminale au 2e nœud de la tige principale).

Le tableau suivant résume l'évolution des cultures en 1912.

	Semis du 8 janvier.	25 janvier.
Plantes ayant germé	13	65
En fleurs au 15 mars (1)..............	2	0

(1) Voir le détail de l'apparition des premières fleurs au tableau I, p. 87.

En fleurs au 1er avril	10	25
— 29 —	13	61
— 15 mai	13	65

La floraison a cessé fin mai pour reprendre en août comme d'habitude.

Les mêmes résultats furent observés de nouveau pendant l'hiver de 1912-13 sur des semis de fin décembre 1912, avec un nanisme plus accentué des plantes en fleurs et une fréquence plus grande des fleurs du deuxième nœud.

M. Figdor (1911) a obtenu des résultats tout à fait concordants dans des cultures de Houblon japonais faites en serre pendant l'hiver de 1910-1911.

Toutes les graines récoltées en mai sur les pieds femelles nains ont été semées; les plantes en provenant se sont toujours comportées comme des plantes normales ; à aucun degré, les variations observées ne se transmettent à la descendance, elles sont provoquées uniquement par des conditions de culture particulières.

Il y a lieu de chercher à préciser ces conditions ; il est naturel de rapporter toutes ces anomalies de floraison à l'action des facteurs physiques, chaleur, lumière, humidité, action très différente suivant que les plantes se développent pendant l'hiver ou pendant les périodes normales de végétation. La comparaison des résultats observés au cours des années 1910, 1911, 1912 et 1913 montre nettement que la *précocité est d'autant plus accentuée que les semis sont plus hâtifs*. Or les plantes furent toutes élevées sensiblement dans les mêmes conditions de chaleur et d'humidité, au moins au début de la croissance de la plante. Le seul facteur qui diffère notablement dans les expériences des diverses années est la durée d'éclairement quotidien, laquelle augmente dans de grandes proportions de janvier à mars ; il m'a paru que là devait se trouver la cause effective des phénomènes de progenèse.

b) *Cultures d'été*. — Pour le vérifier, j'ai été conduit à essayer de reproduire les mêmes phénomènes pendant la période normale de végétation du Houblon japonais, en réduisant la durée de l'éclairement quotidien. A cet effet, je réalisai

deux séries d'expériences au cours de l'été de 1912 et plusieurs autres séries au cours de l'été 1913.

Les semis de la première série furent faits fin avril à l'aide de graines provenant toutes d'un même pied; c'est dans les terrines des semis que les plantes furent élévées. Ces semis furent répartis en 3 lots qui, dès leur germination, furent placés dans les conditions suivantes :

A) Les plantes du premier groupe, disposées dans un châssis convenablement aéré, étaient éclairées toute la journée.

B) Les plantes du second groupe, placées dans un châssis disposé à côté du premier et aéré de la même façon, n'étaient éclairées que pendant une partie de la journée, de 8 heures du matin à 2 heures du soir environ. Pendant la plus grande partie de ce temps d'ailleurs, elles recevaient le soleil directement. Pendant le reste du jour, l'obscurité était réalisée dans le châssis à l'aide d'un écran placé à l'intérieur et noirci sur la face tournée vers l'extérieur. Dans ces conditions, la chaleur reçue par l'écran noir était presque totalement absorbée et transmise à l'atmosphère du châssis; en fait, deux thermomètres de comparaison, placés dans l'un et l'autre châssis, n'ont pas accusé de différences de plus de 2 degrés.

C) Les plantes du troisième groupe, placées à côté des châssis A et B, étaient élevées à l'air libre.

Dans ces conditions j'ai observé les faits suivants :

Les plantes du lot B se sont développées moins rapidement que les plantes des autres lots, et cependant les fleurs y sont apparues beaucoup plus tôt. Dès le 20 juin, j'observais des fleurs à l'extrémité de tiges qui ne dépassaient pas alors 15 à 20 centimètres et n'avaient que 3 à 4 paires de feuilles; non seulement l'extrémité principale devenait florifère, mais aussi l'extrémité de tous les rameaux secondaires nés à l'aisselle des feuilles développées ; ces rameaux avaient 1, 2, ou 3 paires de feuilles suivant la hauteur à laquelle ils étaient nés.

Dans les autres lots, au contraire, ce n'est qu'au début de juillet qu'on put distinguer quelques fleurs à l'extrémité des tiges d'un petit nombre de plantes ; les tiges atteignaient alors de $0^{m},60$ à 1 mètre, avec au moins 9 paires de feuilles.

Au 1er juillet, sur 60 plantes développées, 47 étaient en fleurs

dans le lot B, tandis que sur le même nombre de plantes environ, une seule était en fleurs dans le lot A et aucune dans le lot C. La figure 1 de la planche VI montre d'ailleurs l'aspect des deux lots A et B à cette époque : le lot A en pleine croissance, formant une végétation touffue ; le lot B beaucoup moins développé, montrant des grappes de fleurs à l'extrémité des tiges mâles. La figure 2 de la même planche représente un des pieds plus grossi ; les fleurs de la grappe terminale sont sur le point de s'ouvrir, d'autres grappes apparaissent à l'aisselle des 4 paires de feuilles.

De nouveaux semis furent faits le 4 juin et élevés dans les mêmes conditions, ils donnèrent les mêmes résultats ; les plantes les moins éclairées, quoique peu développées, commencèrent à fleurir vers le 8 juillet, un mois après les semis.

La même expérience fut répétée souvent, particulièrement en 1913 et dans des conditions très variées. Les plantes soumises à un éclairement réduit furent élevées tantôt dans des châssis fermés où l'aération était mauvaise et la température élevée, tantôt dans des châssis ouverts ; elles furent tantôt cultivées dans des terrines à semis où elles étaient à l'étroit, tantôt isolées dans des pots assez larges pour que les racines puissent se développer normalement ; elles furent tantôt peu, tantôt abondamment arrosées ; les résultats furent toujours sensiblement les mêmes au point de vue de la précocité de la floraison. En conséquence, on peut donc dire que, chez le Houblon japonais, *la diminution de l'éclairement quotidien pendant la période normale de végétation provoque des floraisons progénétiques*.

Expériences sur le Chanvre.

Les mêmes phénomènes de progenèse se produisent avec le Chanvre, mais avec moins de netteté. La durée normale de végétation du Chanvre est en effet beaucoup plus courte que celle du Houblon japonais (les semis faits en mai fleurissant en juillet sous nos climats) et le développement des plantes au moment de la floraison varie beaucoup avec les conditions de culture. Toutefois, aussi bien par des cultures en hiver que

par des expériences faites en été, j'ai obtenu des floraisons progénétiques bien caractérisées.

En hiver, dans les semis de janvier par exemple, les fleurs apparurent au quatrième nœud, rarement au troisième, deux mois après les semis dans les cultures de 1912 (à 10-12°), un mois après dans les cultures de 1913 (à 14-15°).

Au cours des expériences de l'été 1912, des semis de fin avril, élevés en même temps et dans les mêmes conditions que les cultures de Houblon japonais dont il est question plus haut (éclairage seulement de 8 heures du matin à 2 heures du soir), ont fleuri également d'une façon hâtive (fin juin), et les fleurs sont apparues sur des pieds n'ayant que 3 ou 4 paires de feuilles et 15 à 20 centimètres de hauteur, alors que les plantes témoins avaient environ $0^{m},50$ de hauteur, 7 à 8 paires de feuilles, et pas de fleurs.

Conclusions relatives aux espèces annuelles.

De ce qui précède on peut donc conclure que des *floraisons progénétiques apparaissent sur de jeunes plantes de Houblon japonais ou de Chanvre lorsque, à partir de la germination, elles sont soumises à un éclairement quotidien de très courte durée.*

Serait-il possible d'obtenir des floraisons encore plus précoces d'accentuer encore les phénomènes de progenèse, et d'obtenir par exemple des fleurs dès le premier nœud, comme Arcichowsky (1911) en a observé sur *Urtica urens* ou *Cucumis sativus*?

Pour les plantes que j'ai étudiées, il semble qu'une plus forte réduction de l'éclairement n'ait d'autre résultat que de ralentir les débuts de la végétation ou d'étioler les plantes.

Dans les semis faits par exemple en hiver dès le mois de novembre, les fleurs n'ont apparu guère plus tôt que dans les semis de fin décembre et se sont produites aux mêmes nœuds; dans les cultures d'été, la réduction trop forte de l'éclairement a provoqué le jaunissement des plantes, mais sans modifier l'époque de la floraison.

Les variations des autres facteurs physiques, chaleur ou état hygrométrique, n'influent pas sensiblement sur la floraison; il faut simplement remarquer qu'une élévation de la

température, en accélérant la croissance, diminue la durée de la période végétative, qui a pu être réduite à un mois dans certaines cultures d'hiver à 15-20°.

Jusqu'ici, on n'a signalé qu'un petit nombre de cas de progenèse chez les végétaux ; tels sont ceux qu'ont étudiés COSTERIUS (1904) et ARCICHOWSKY (1911) ; mais, à ma connaissance, personne ne s'était préoccupé de rechercher les conditions de l'apparition de ces phénomènes. Tout récemment, URBAIN (1913) a observé sur diverses plantes, notamment sur le Ricin, des floraisons très précoces provoquées par la suppression de l'albumen.

Il est d'autre part intéressant de rapprocher les résultats obtenus en diminuant la *durée* de l'éclairement, de ceux qu'a observés COMBES (1910) en diminuant l'*intensité* de l'éclairement. Cet auteur constate que la floraison a lieu plus tôt chez les individus cultivés à une lumière faiblement atténuée ; mais les différences qu'il observe (six jours d'avance pour le Radis, trois jours pour le Pois, deux jours pour la Capucine), sont relativement très faibles et ne peuvent être comparées aux amples variations provoquées par une diminution de la durée de l'éclairement quotidien. L'auteur, il est vrai, n'a expérimenté ni sur le Chanvre, ni sur le Houblon japonais ; mais, sans me placer dans des conditions aussi précises que COMBES, j'ai toutefois pu vérifier que ces dernières plantes, exposées à une lumière atténuée, peuvent effectivement fleurir un peu plus tôt, mais seulement lorsqu'elles atteignent une taille comparable à celle des plantes témoins ; ce n'est donc plus de la progenèse.

La production des floraisons progénétiques n'est donc pas provoquée par le raccourcissement des jours, mais bien plutôt par l'allongement des nuits. Comme on sait que l'intensité respiratoire augmente à l'obscurité dans d'assez fortes proportions, *l'apparition des fleurs précoces semble donc correspondre à un ralentissement considérable de l'assimilation chlorophyllienne auquel s'ajoute une exagération de l'activité respiratoire.*

La conséquence de cet état de choses est l'appauvrissement graduel des réserves dont la consommation est plus rapide que la production. Dans les expériences d'URBAIN, les fleurs se

forment par suite de la suppression des réserves de la graine : dans mes propres expériences, les fleurs se forment lorsque les réserves des cotylédons sont détruites ou transformées par les combustions respiratoires. Dans les deux cas, *la floraison apparaît comme la conséquence et non comme la cause de la diminution des réserves.*

Observations sur le Houblon commun.

L'espèce vivace *H. Lupulus*, possédant un rhizome où s'accumulent des réserves, ne se comporte naturellement pas de la même façon que les espèces annuelles.

Les graines semées au printemps germent assez régulièrement, mais donnent des plantes dont le développement reste lent pendant toute la première année ; les tiges grêles portent des feuilles cordiformes; seules les dernières feuilles prennent la forme lobée caractéristique des feuilles définitives. Les fleurs n'apparaissent jamais sur les pousses de première année, les tiges vertes se dessèchent sans fleurir; il ne subsiste de la plante qu'une ébauche de rhizome souterrain.

La première floraison a lieu le plus souvent au cours de la deuxième année; les tiges commencent à se développer en avril et peuvent former des lianes de plusieurs mètres de haut; les fleurs apparaissent au bout de trois ou quatre mois de végétation. Sous nos climats, les formes les plus précoces développent leurs fleurs mâles ou femelles dès la fin de juin, les formes tardives au début ou dans le courant d'août.

J'essayai aussi de faire en hiver des expériences de culture sur cette plante; 3 souches d'un an et 3 souches plus âgées furent mises en végétation dès le début du mois de décembre dans une serre maintenue à 15-20°. Les premières pousses apparurent fin décembre et se développèrent très rapidement. Un seul pied femelle forma des fleurs, une première fois au début de février, une seconde fois en mars; ces fleurs évoluèrent en cônes bien constitués. Sur tous les autres pieds la végétation s'arrêta en mars avant l'apparition de fleurs. En avril toutes les tiges perdirent leurs feuilles et se desséchèrent.

Ici encore, les conditions de végétation avaient provoqué la destruction graduelle des réserves accumulées dans les parties

souterraines; il paraît vraisemblable d'admettre que l'arrêt de la végétation en mars est dû à l'épuisement de ces réserves et ceci est confirmé par le fait que les souches en expérience, quoique couvertes de bourgeons, n'ont pas donné de nouvelles pousses pendant l'été qui suivit cette végétation hivernale. Mais ici, la floraison n'a suivi que dans un seul cas l'appauvrissement des réserves.

CHAPITRE II

LES FLEURS ET LES ÉLÉMENTS SEXUELS FORMES DIOIQUES ET FORMES MONOIQUES

C'est LINNÉ qui, le premier, a donné les caractères des fleurs du Houblon qu'il a appelé *Humulus Lupulus*.

Mais la première description précise des inflorescences mâles et femelles doit être attribuée à WYDLER (1844) qui établit en même temps une correspondance entre les deux types d'inflorescence.

IRMISCH (1848) étudie plus spécialement les inflorescences femelles du Houblon; les descriptions qu'il en donne ne diffèrent que par quelques points de détail de celles de WYDLER et n'ont pas été modifiées sensiblement depuis.

Voici comment IRMISCH résume la constitution assez complexe de cette inflorescence.

1° On observe une partie axiale, qui est le prolongement et la terminaison des tiges principales ou latérales.

2° Sur cet axe, on trouve de nombreux organes foliacés alternes, rarement opposés, et séparés par des entre-nœuds très courts; ces organes sont toujours disposés par deux à la même hauteur, car ce sont les stipules d'une feuille avortée. Le rudiment de la feuille forme une petite écaille à la place ordinaire entre les deux stipules. Il peut même arriver que ce rudiment n'existe pas.

3° Sur l'axe, à l'aisselle des stipules, se trouvent primitivement deux bractéoles enfermant chacune une fleur (périgone et ovule), l'une des bractéoles à droite, l'autre à gauche. On

doit les considérer comme les formations latérales d'un bourgeon médian avorté et elles sont rejetées au-dessous des fleurs. Par le développement, sur le pédoncule des premières fleurs, d'autres bractéoles protégeant de nouvelles fleurs, le nombre des fleurs à chaque nœud se trouve porté à 4, rarement à 6.

Eichler (1878) résume les observations antérieures sur les inflorescences et donne le diagramme des fleurs mâles et femelles.

Lermer et Holzner (1892) reprennent l'étude du développement de l'inflorescence et sont en désaccord avec Irmisch pour l'interprétation des différentes bractées du cône. Ils étudient le développement de la fleur femelle et montrent que l'ovaire est formé par le développement et la soudure de deux carpelles sur l'un desquels naît un ovule qui, dans la suite du développement, se trouve finalement suspendu au sommet de la cavité ovarienne.

Golenkin (1894), dans son étude des inflorescences des Urticacées, étudie spécialement les inflorescences mâles de *H. Lupulus* et de *H. japonicus* et montre qu'à ce point de vue cette dernière espèce, d'ailleurs plus rapprochée du Chanvre, constitue un intermédiaire entre le Houblon et le Chanvre.

Zinger (1898) fait à nouveau l'étude des inflorescences et des fleurs femelles des Cannabinées. Voici les conclusions de son travail relatives au Houblon :

Les inflorescences femelles de *H. japonicus* sont moins spécialisées que celles de *H. Lupulus* et forment une transition entre les rameaux florifères du Chanvre et l'inflorescence du Houblon commun.

Le développement de l'inflorescence femelle confirme complètement l'interprétation qu'Irmisch en a donnée à la suite d'une étude de cette inflorescence adulte.

En particulier, contrairement à l'opinion de Lermer et Holzner, les bractées des fleurs femelles des Cannabinées sont les feuilles à l'aisselle desquelles se forment les fleurs.

Le périgone des fleurs femelles est formé de deux petites folioles indépendantes l'une de l'autre.

L'ovaire des Cannabinées est formé à la fois par l'axe de la fleur et par les deux carpelles; le carpelle antérieur prend

seul part à la formation de l'ovule, tandis que l'autre ne forme que le stigmate postérieur.

Les deux téguments de l'ovule se soudent et le micropyle est obstrué chez les Cannabinées.

Depuis 1898, il n'y a guère à signaler que les travaux de Modilewsky (1908) qui confirment les résultats histologiques de Zinger; en outre cet auteur précise la structure du sac embryonnaire de *H. japonicus* et signale notamment la présence de cellules haustorielles dans la région antipodiale.

D'après l'ensemble de ces travaux, on peut schématiser de la façon suivante la constitution des inflorescences et des fleurs du genre Humulus :

Inflorescences ♂ : Cyme bipare ou dichasium.

Fleurs ♂ sur le type 5 : 5 sépales, 5 étamines introrses opposées aux sépales.

Inflorescences ♀ de *H. Lupulus* : Sur un axe à entre-nœuds réduits sont disposés de courts rameaux alternes qui portent chacun deux bractées; à l'aisselle de chacune de ces bractées on trouve un groupe de deux fleurs dont chacune est protégée par une autre bractée ; des 4 fleurs portées ainsi par chaque rameau, les fleurs externes se développent plus tard que les fleurs médianes.

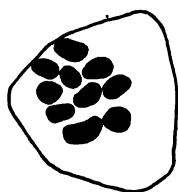
Inflorescence ♀ de *H. japonicus* : Construites sur le même type que les inflorescences de *H. Lupulus*, mais moins compliquées, chaque rameau latéral ne porte que deux fleurs au lieu de quatre.

Fleurs ♀ : Un ovaire formé par deux carpelles soudés, entouré par deux folioles indépendantes qui constituent le *périgone*; un seul ovule campylotrope pendant; le micropyle est obstrué par suite de la soudure des téguments de l'ovule par-dessus le sommet du nucelle.

Mes observations morphologiques et histologiques confirment les résultats antérieurs, en particulier ceux de Zinger; j'ajouterai seulement quelques observations relatives à la structure de l'inflorescence du Houblon japonais. Les floraisons progénétiques décrites au chapitre précédent montrent que l'infloresc-

cence femelle du Houblon japonais peut se dissocier de façon à prendre les caractères de l'inflorescence femelle de Chanvre; les fleurs ne sont plus groupées en chatons, mais apparaissent par groupes de deux à l'aisselle des feuilles; le rapprochement avec le Chanvre, fait par ZINGER, se trouve donc pleinement justifié.

Chez *H. Lupulus*, les étamines se développent normalement et les processus de maturation des cellules mères des grains de pollen sont conformes au schéma général. A la diacinèse, on peut compter 10 gemini assez massifs en forme d'O ou de V. On retrouve le même nombre de 10 chromosomes à la métaphase de la première division réductionnelle (fig. 2). C'est déjà ce chiffre de 10 chromosomes que STRASBURGER (1900) avait observé dans la division réductionnelle des étamines de Chanvre et que j'ai eu moi-même l'occasion de compter à nouveau chez cette plante. Toutefois les chromosomes de Houblon diffèrent de ceux de Chanvre par la forme : ils sont plus gros et plus trapus.


Fig. 2. — Aspect de la première division réductionnelle des cellules mères du pollen de *H. Lupulus*; métaphase vue de face (Gr. 1000).

On trouve encore le même nombre à la division réductionnelle des étamines de Houblon japonais, quoique dans ce cas la numération m'ait paru plus délicate.

Les étamines du Houblon commun offrent une particularité que seul BRAUNGART (1901) a remarquée jusqu'ici : c'est le fait que, tout comme les inflorescences femelles, elles portent des glandes à lupuline ; dans le sillon qui sépare les 2 sacs polliniques externes, on trouve en effet quelques glandes qui ont exactement la structure des glandes des cônes femelles, mais sont très pauvres en lupuline.

Dans les conditions normales, la fleur ♂ de Houblon présente rarement des irrégularités. J'ai observé une fleur de Houblon commun qui avait 5 pétales, mais qui, outre les 5 étamines normales, avait une 6e étamine réduite à 2 sacs polliniques. J'ai eu l'occasion d'observer aussi un cas assez curieux de prolifération centrale. Au centre d'une fleur d'apparence normale,

mais où cependant beaucoup de sacs polliniques avaient avorté, s'était formée une seconde fleur emboîtée dans la première et construite sur le type 4 ; les étamines m'en ont paru normales, mais les sacs polliniques n'étaient pas encore différenciés à l'époque où la fleur a été cueillie et fixée.

J'ai étudié aussi la structure et le développement des fleurs femelles et ne puis que confirmer les résultats de ZINGER.

Le sac embryonnaire commence à se différencier au moment où les stigmates apparaissent. La cellule mère se forme suivant le schéma classique et subit les divisions réductionnelles; les chromosomes ne diffèrent en rien des chromosomes du gamète mâle. Le noyau de la cellule mère définitive subit les 3 divisions successives d'où proviennent les 8 noyaux typiques du sac embryonnaire : l'oosphère et les 2 synergides, les 2 noyaux polaires et les 3 antipodes.

En général ces différents noyaux ne subsistent pas jusqu'à la fécondation ; les synergides dégénèrent les premières, subsistent parfois sous forme de masses chromatiques irrégulières, ou disparaissent complètement; les antipodes dégénèrent aussi, mais subsistent plus longtemps et sont encore reconnaissables dans les ovules âgés.

Les 2 noyaux polaires ne se fusionnent que très tardivement et il m'est arrivé assez fréquemment de les voir encore distincts dans les ovules où pénétraient des tubes polliniques.

Pendant l'évolution du sac embryonnaire les téguments de l'ovule se sont accrus et ont obstrué complètement le micropyle. Dans les nombreuses coupes d'ovules que j'ai eu l'occasion de faire, j'ai toujours trouvé le sommet du nucelle recouvert par une mince couche de cellules et je n'ai rencontré que très rarement des ovules de *H. Lupulus* ayant encore leur micropyle.

Dans un ovule âgé, le sac embryonnaire s'est agrandi et a épousé la forme courbe de l'ovule; il ne renferme plus que deux noyaux assez volumineux : le noyau secondaire, plus gros et situé environ au tiers supérieur du sac, et celui de l'oosphère, un peu plus petit et tout à fait au sommet (fig. 3).

A l'époque de la maturité sexuelle les stigmates font largement saillie hors des bractées de l'inflorescence. Si la féconda-

tion n'intervient pas, les stigmates persistent, mais leur adhérence à l'ovule diminue et ils finissent par se détacher. Avec un peu d'habitude, on peut se rendre compte du stade d'évolution de l'ovule par l'aspect et l'adhérence des stigmates.

Je ne signalerai qu'une seule anomalie de la fleur femelle,

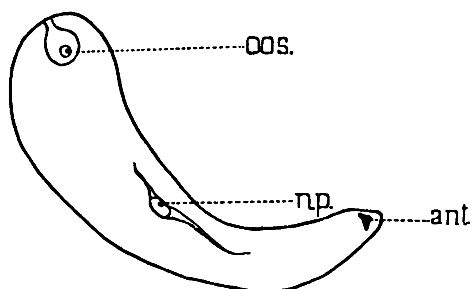


Fig. 3. — Aspect d'un sac embryonnaire dans un ovule âgé de Houblon commun. *oos.* oosphère; *n.p.*, noyau polaire, ant. débris des antipodes (Gr. : 180).

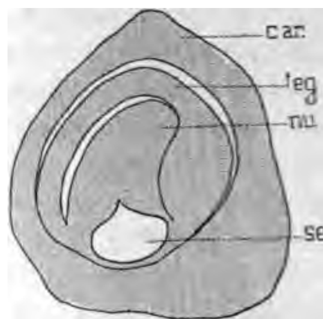


Fig. 4. — Ovule anormal de Houblon commun. *car.* carpelle ; *teg.* téguments de l'ovule ; *nu.* nucelle ; *se.* sac embryonnaire anormal (Gr. : 60).

observée dans quelques inflorescences de *H. Lupulus* : c'est une déformation du sac embryonnaire qui peut être une des causes de l'avortement d'un certain nombre d'ovules normalement fécondés. Certains sacs embryonnaires, au lieu d'être allongés suivant l'axe du nucelle, forment une cavité ovale, disposée transversalement à la base du sac, dans la région de la chalaze (fig. 4). Cette cavité se prolonge dans sa région médiane par une sorte d'entonnoir, lui-même continué dans l'axe du nucelle par une zone de tissu cellulaire lâche. Dans cette cavité, on rencontre en général un seul noyau ou deux noyaux accolés disposés en un point quelconque de la cavité et qui rappellent par leur aspect les noyaux polaires.

A quoi correspondent cette cavité anormale et ces noyaux ?

Je n'ai pas observé leur développement ; mais le fait que les ovules anormaux sont relativement petits, que leur partie supérieure semble aplatie, l'existence sur l'emplacement du sac embryonnaire normal d'un tissu lâche rend vraisemblable l'interprétation suivante. Les ovules tardifs peuvent, au moment de la formation du sac embryonnaire, être aplatis entre l'axe du cône et l'ovule voisin plus avancé ou peut-être même

déjà fécondé ; seule la partie inférieure du sac, protégée dans une certaine mesure contre l'écrasement par la rigidité de la chalaze, s'est développée de façon exagérée aux dépens de la base de l'ovule ; les noyaux supérieurs, en particulier celui de l'oosphère, ont été résorbés par suite de leur position dans la région aplatie, et seuls ont subsisté les noyaux polaires, fusionnés ou non.

Sauf pour la taille, qui est plus grande, la fleur femelle et l'ovule de *H. japonicus* présentent les mêmes caractères que chez le Houblon commun. J'en ai observé de nombreuses anomalies, mais elles sont apparues dans des conditions expérimentales particulières et seront étudiées au chapitre suivant.

Les formes monoïques.

De même que chez la plupart des plantes dioïques, on connaît et on a déjà signalé des formes de Houblon où les deux sexes sont réunis sur le même pied ; mais dans la plupart des descriptions qu'on en a données jusqu'ici, il est difficile de se rendre compte s'il s'agit d'anomalies superficielles et jusqu'à quel point la sexualité est modifiée.

J'ai eu l'occasion d'observer différents types de monœcie et je pense qu'on peut réunir tous les cas actuellement connus en deux groupes fondamentalement différents.

1° Les anomalies peuvent se manifester par l'apparition de fleurs ayant l'aspect de fleurs mâles, sur des plantes dont tous les autres caractères en font des plantes femelles et qui, fonctionnellement, restent toujours femelles, exclusivement ou non.

2° Inversement, les anomalies peuvent se manifester par l'apparition d'inflorescences ou d'organes ayant l'aspect d'inflorescences ou d'organes femelles, sur des plantes dont tous les autres caractères en font des mâles et qui restent toujours fonctionnellement mâles, exclusivement ou non.

Étudions d'abord ces formes monoïques chez le Houblon commun. Comme c'est une plante vivace, on peut suivre chaque année les variations et constater l'instabilité de ces formes monstrueuses dont l'apparition est sous la dépendance de facteurs dont on peut essayer de préciser la nature.

1) Un exemple du premier type nous est fourni par la forme anglaise « Early Prolific, » caractérisée, comme l'indique son nom, par sa précocité et sa floraison abondante.

Cette forme, cultivée en Angleterre, était réputée pour présenter fréquemment des fleurs mâles au milieu des fleurs femelles, mais tous les renseignements donnés sur elle sont très imprécis.

En 1911, je me suis procuré quelques boutures de cette forme ; six d'entre elles fleurirent en 1912 au champ d'expériences de Villacoublay.

A l'époque de la récolte, j'observai, au milieu des grappes de cônes, la présence, en nombre variable suivant les pieds, de petits organes dont l'aspect rappelait tout à fait celui des fleurs mâles avant l'épanouissement des étamines. Ces organes, apparus après les fleurs femelles, étaient disposés isolément ou par petites grappes irrégulières (Planche VII) à l'aisselle des pédoncules des cônes femelles.

Ces organes sont constitués de la façon suivante :

5 sépales réguliers, 5 étamines opposées aux sépales comme dans la fleur mâle normale, mais en plus, au centre de la fleur, un ovaire rudimentaire surmonté de un ou deux longs stigmates enroulés et tire-bouchonnés de façon à rester tout entiers cachés à l'intérieur des sépales.

En 1912, j'ai reçu de nouvelles boutures parmi lesquelles douze ont fleuri en 1913 à la même époque que les boutures de 1911. Les fleurs anormales, si fréquentes en 1912, ne sont apparues en 1913 que sur deux boutures de 1912 fleurissant pour la première fois, et encore étaient-elles très peu nombreuses. Tous les autres pieds sont restés parfaitement normaux.

De plus, les fleurs mâles anormales ainsi récoltées en 1913 ne sont pas aussi régulières que celles de 1912. Tantôt une étamine avorte, tantôt la fleur est sur le type 4 : 4S + 4E + 2C. Une des 4 étamines restantes peut encore se souder plus ou moins complètement à l'ovaire ou même disparaître totalement ; on a alors : 5S + 3E + 2C, ou bien 4S + 3E + 2C.

Ces fleurs anormales sont complètement stériles ; les étamines ont 4 sacs polliniques régulièrement disposés mais vides de pollen ; l'ovaire est le plus souvent réduit à un simple

massif cellulaire sans différenciation d'éléments sexuels. Cependant, dans quelques fleurs de 1913, l'ovaire était plus différencié ; dans une masse nucellaire entourée plus ou moins complètement par un tissu qui remplace les téguments, on voit un sac embryonnaire qui, bien qu'irrégulier, présente les noyaux habituels, en particulier l'oosphère isolée au milieu des débris des synergides et les deux noyaux polaires fusionnés ou non. On conçoit donc pour ces ovules la possibilité d'une fécondation et d'un développement.

La forme « Early Prolific » reste en tout cas strictement femelle par suite de la stérilité des étamines et apparaît donc comme un exemple de fausse monœcie.

Un autre exemple du premier type nous est fourni par l'anomalie curieuse apparue sur un pied femelle et décrite par M. Brunotte (1905) comme une liane hermaphrodite de Houblon.

L'observation de Brunotte a été faite en Lorraine, dans une houblonnière sise à Vic-sur-Seille.

Voici la description qu'il en donne :

« La houblonnière où se trouvait la liane intéressante a été constituée il y a deux ans seulement ; les pieds qui ont été plantés provenaient de propriétés voisines, pris par conséquent dans le pays même. Cette observation a son importance, on conçoit de suite qu'il ne s'agit pas ici d'une race introduite nouvellement, mais d'un type acclimaté depuis longtemps dans la région, et où jusqu'alors aucun fait anormal n'a été signalé. »

Des deux brins laissés sur un pied, « l'un était normalement constitué et portait des fleurs femelles, le second seul était anormal et avait des fleurs à la fois mâles et femelles.

« Les rameaux axillaires portaient tantôt des fleurs à étamines, d'autres n'avaient que des fleurs femelles, d'autres enfin avaient à la fois des fleurs mâles et femelles. Quelques grappes de fleurs présentaient même ce fait curieux : sur un même pédoncule floral, on trouvait les fleurs staminées et pistillées. A la base du pédoncule, dans ces inflorescences, les rameaux sont mâles, alors qu'à l'extrémité le pédoncule floral est nettement terminé par un cône femelle. »

D'après Brunotte, les fleurs mâles étaient normalement construites et renfermaient de nombreux grains de pollen. Une trentaine de cônes ont été examinés et on y a trouvé 5 graines bien développées. L'auteur conclut à la fertilité des gamètes mâles et femelles. Cette interprétation me paraît discutable justement à cause du petit nombre de graines trouvées, lesquelles peuvent provenir d'une fécondation à distance, leur présence n'impliquant dès lors que la fertilité des fleurs femelles.

On n'aurait pu s'assurer de la fertilité des gamètes mâles que par des essais de fécondation sur des fleurs parfaitement isolées, ou à la rigueur par la comparaison du pourcentage de graines des cônes récoltés sur le pied anormal et sur les pieds voisins et du pourcentage de graines des cônes récoltés sur des pieds éloignés: seule cette façon d'opérer supprimait les causes d'erreur pouvant provenir : 1° des difficultés de l'autofécondation ; 2° des fécondations à distance.

La liane anormale de M. Brunotte est tout à fait comparable morphologiquement à celle qu'il signale lui-même et qu'ont étudiée Franz Chodounsky (1900) puis Fairschied (1904) sur les houblons de M. Schneider à Tréboc. Les étamines de cette dernière plante, observées par Solms-Laubach, n'étaient pas fertiles. Il est possible que le pollen observé par Brunotte soit impropre à la fécondation; en tout cas le petit nombre de graines pouvant résulter de son action indique que son activité est certainement réduite.

La mort est venue interrompre les recherches de M. Brunotte qui se proposait de suivre la plante les années suivantes.

Grâce à l'obligeance de M. Mangenot, propriétaire de la houblonnière où les observations furent faites, j'ai pu savoir ce qu'il était advenu du pied monstrueux.

Voici les renseignements qu'a bien voulu me communiquer M. Mangenot.

Les observations de Brunotte dataient de 1904.

« Pendant l'hiver 1904-05, aucun engrais ne fut mis, aucun travail n'eut lieu. Le 8 mars 1905, le vieux bois fut taillé par M. Brunotte. La croissance fut normale, on attendait curieusement l'époque de la floraison, mais rien d'anormal ne se

produisit. Le phénomène ne s'est donc produit qu'une seule fois et sur un seul brin. M. Brunotte aurait essayé de planter la bouture, mais sans résultat ».

M. Mangenot a bien voulu m'envoyer quelques boutures du pied en question ; ces boutures sont cultivées depuis trois ans à Villacoublay et n'ont jamais donné que des floraisons très régulières. Des graines ont été récoltées sur ces boutures, ont été semées et ont donné des plantes qui ont fleuri cette année en ne donnant que des pieds mâles ou femelles absolument normaux.

L'observation de Brunotte se réduit donc à une simple variation de bourgeon apparue isolément à la suite d'un bouturage ; morphologiquement monoïque, ce bourgeon était peut-être, mais non sûrement, fonctionnellement bisexué.

2) La seconde forme de monœcie, apparition de fleurs femelles sur des pieds mâles, est connue depuis longtemps ; elle est signalée et figurée par Masters (1869) dans son traité de Tératologie végétale. Elle se manifeste très régulièrement par l'apparition de cônes femelles aux extrémités des grappes de fleurs mâles. Elle a été signalée depuis dans le *Gardner Chronicle* (1874 et 1878); on a pu, dans ce cas, récolter des graines sur le pied mâle et ces graines ont donné un pied mâle et un pied monoïque.

On retrouve une nouvelle description de la même anomalie faite par Nypels (1897) d'après M. Leplæ qui a observé un pied monoïque dont les rejetons donnaient invariablement l'anomalie. Des graines issues de cette plante n'ont donné que des plantes mâles. Il signale aussi le cas d'une plante obtenue de semis, qui, après avoir porté durant quatre ans des fleurs mâles, produisit des fleurs femelles à la cinquième année.

D'autre part, Braungart signale une observation de Zelinka (1899) qui semble se rapporter à la même anomalie, mais mal interprétée. Cet auteur aurait remarqué un pied de Houblon portant d'abord des fleurs mâles, mais trois semaines après ne présentant plus que des cônes fertiles ; il semble simplement que l'auteur n'a pas vu les chatons femelles au moment de la floraison mâle.

J'ai eu moi-même l'occasion d'observer, issues de graines, deux plantes mâles qui, à plusieurs reprises, ont donné des fleurs et des cônes femelles. Je décrirai avec assez de détails les circonstances d'apparition des fleurs femelles, circonstances qui, à la lumière des phénomènes étudiés plus loin de productions expérimentales d'anomalies, nous permettront peut-être de concevoir la cause des variations observées.

Les deux pieds anormaux proviennent de semis faits en 1910, avec des graines récoltées sur des houblons de Bourgogne cultivés à Bellevue, eux-mêmes issus de graines récoltées dans les plantations de Bourgogne.

Les deux pieds ont fleuri tous deux en 1911 et, dès la pre-



Fig. 5. — Rameau de Houblon monoïque (B 21, 1911). On distingue trois jeunes cônes aux extrémités des grappes de fleurs mâles.

mière floraison, tous deux avaient des cônes femelles aux extrémités de la plupart des grappes mâles. La figure 5 représente un de ces rameaux monoïques; on peut remarquer

que, tandis que les fleurs ♂ sont à peine ouvertes, la floraison femelle est terminée et que les cônes se forment.

Sur ces deux pieds ♂, numérotés B_3 et B_{21}, j'ai pu récolter dès la première floraison un petit nombre de graines qui paraissaient bien constituées, mais qui cependant n'ont pas germé l'année suivante.

Les fleurs mâles des pieds monoïques ont le nombre normal de sépales et d'étamines et j'ai pu vérifier que leur pollen pouvait féconder les fleurs femelles. Néanmoins ces fleurs mâles présentent un certain nombre de particularités intéressantes.

Sur le pied B_{21}, les étamines ne sont pas toujours régulières ; il arrive très fréquemment que le filet se prolonge par un appendice ayant la forme et la constitution d'un stigmate, et ceci entraîne souvent l'avortement d'un ou de plusieurs sacs polliniques.

Sur les deux individus, mais surtout sur B_3, on remarque une abondance insolite de glandes à lupuline dans le sillon dorsal des étamines. Au lieu de quelques glandes isolées et vides, tout l'espace compris entre les deux sacs polliniques externes est comblé par des glandes remplies de lupuline, ce qui donne même aux fleurs un aspect jaune brillant. Ces détails ont leur importance, car ils révèlent une différence entre la constitution et les réactions chimiques des plantes anormales et des mâles ordinaires.

Cette différence chimique est d'ailleurs complétée par une différence dans la constitution intime de la cellule et la répartition de ses éléments constitutifs. Si l'on suit l'évolution des cellules mères du grain de pollen, on trouve, soit à la diacinèse, soit à la métaphase de la première division réductionnelle, un nombre de chromosomes plus élevé que le nombre normal ; ces chromosomes sont d'ailleurs disposés de façon assez irrégulière et leur numération est difficile ; toutefois le nombre réduit doit être de 15 pour les plantes anormales, alors qu'il est de 10 pour les plantes normales. En concordance avec les conceptions de Boveri (1904) vérifiées par Tischler (1908) et Gates (1909), on peut remarquer qu'à cet accroissement du nombre de chromosomes correspond un accroissement de la taille des cellules prises au même degré de développement.

Des mesures faites par exemple sur les cellules mères au stade diacinétique accusent un accroissement linéaire d'environ un quart, ce qui correspond à un accroissement en surface d'environ un demi et à un accroissement de volume du double.

Les inflorescences nées aux extrémités des grappes mâles sont en apparence normales, mais les ovules sont très souvent avortés et réduits à de petites pièces foliacées stériles ; on ne trouve que rarement des ovules complets et pouvant évoluer en graines. Certains cônes sont même parfois stériles par suite de l'absence totale d'ovules; ils sont réduits à une touffe de bractées.

La floraison des deux pieds anormaux a été observée de nouveau en 1912 et en 1913.

Au printemps de 1912, le pied B_3, plus vigoureux, a été séparé en deux et les trois pieds fleurirent au début de juillet.

Les deux pieds frères issus de B_3 ont donné une floraison mâle très régulière ; toutefois un grand nombre de fleurs mâles se sont desséchées et sont tombées sans s'épanouir, et j'ai pu vérifier sur les deux pieds la persistance des particularités anatomiques et cytologiques des étamines signalées plus haut.

Le pied B_{21} n'a donné qu'un petit nombre de cônes femelles disposés de la façon suivante : la plante avait deux brins ; sur l'un d'eux, plus précoce, les cônes peu nombreux sont apparus sur les rameaux de quatre nœuds successifs, à environ un mètre de l'extrémité du brin, les rameaux nés au-dessus étant réguliers; sur l'autre brin, au contraire, les cônes femelles sont apparus vers l'extrémité, dans la grappe terminale et aux extrémités des trois derniers nœuds. De même que sur le pied B_3, beaucoup de fleurs mâles se sont desséchées sans s'épanouir. Quant aux fleurs femelles, la plupart étaient stériles, n'étant formées que de bractées sans le moindre rudiment d'ovule ; quelques cônes seulement avaient des ovules, mais aucun n'a donné de graines.

Les trois pieds furent de nouveau observés en 1913, mais la floraison fut troublée par une invasion particulièrement intense de pucerons.

Des deux pieds B_3, l'un est resté normal, l'autre a donné quelques inflorescences femelles vers l'extrémité des tiges, mais

les pucerons les ont détruites avant la formation des cônes.

Sur le pied B_{21} la floraison a commencé vers le 20 juillet et les chatons femelles ont apparu assez nombreux aux extrémités des grappes mâles mais ont aussi été détruits par les pucerons. Je débarrassai la plante de ses parasites par une pulvérisation de nicotine et la végétation put reprendre ; de nouveaux rameaux se formèrent alors vers la base de la plante et une nouvelle floraison eut lieu. Cette floraison s'est caractérisée par la prédominance marquée des fleurs femelles sur les fleurs mâles. Certains rameaux étaient presque uniquement femelles avec seulement quelques fleurs mâles isolées sur le pédoncule des cônes.

Voici d'ailleurs la description détaillée de quelques-uns des plus caractéristiques parmi ces rameaux.

1er rameau. 1er et 2e nœuds sont stériles ;
3e N., 2 grappes de chatons ♀ avec quelques rares fleurs ♂;
4e N., une grappe de chatons ♀, pas de fleurs ♂ ;
Les nœuds suivants jusqu'au 10e sont stériles ;
10e, 11e et 12e N., et l'extrémité portent des fleurs ♂ régulières mais en petit nombre.

2e rameau. 1er et 2e N. sont stériles ;
2e, 3e, 4e, 5e et 6e N. chatons ♀ isolés ou par paires avec quelques rares fleurs ♂ sur leurs pédoncules ;
Les fleurs ♀ disparaissent aux nœuds suivants.

3e rameau. 3e N, 1 chaton ♀ sans fleur ♂ ;
4e N. 2 chatons ♀ terminaux : 2 fleurs ♂ sur le pédoncule de l'un, 1 fleur ♂ sur le pédoncule de l'autre ;
5e N. 2 chatons ♀ terminaux, grappe de 3 fleurs ♂ sur chaque pédoncule ;
6e N. fleur ♂ seulement ;
7e N., grappe ♂ terminée par un cône stérile ;
Les autres nœuds portent des fleurs ♂ ;
Un cône ♀ stérile à l'extrémité.

Si l'on se reporte à la figure 5 on voit combien la proportion des fleurs mâles se trouve réduite dans cette seconde floraison de 1913.

Quelles peuvent être les causes de toutes ces fluctuations dans la proportion des fleurs mâles et femelles, aussi bien dans les formes précédentes B_2 et B_{21}, que dans les formes du type de « Early Prolific » ? Elles sont certainemenl très complexes, mais on peut tout d'abord chercher l'action possible des facteurs climatériques.

Si on compare les observations de 1912 et de 1913 faites sur

B_3, B_{21} ou sur la variété « Early Prolific », on constate en 1912 une tendance plus marquée à la production de fleurs mâles, en 1913 une tendance plus marquée à la production de fleurs ou d'organes femelles.

Comparons maintenant les renseignements météorologiques relatifs à ces deux années, plus particulièrement aux mois de mai et juin, mois qui précèdent la formation des fleurs, les bourgeons floraux étant souvent distincts dès la première semaine de juin.

En 1912 : mai a été chaud du 4 au 15, la moyenne des maxima très élevée (32°,5), le nombre de jours de pluie inférieur à la moyenne; juin a présenté une température et une humidité sensiblement normales.

En 1913 : la température a été au-dessous de la normale en mai, sauf cinq jours très chauds au début du mois, qui ont suffi à relever la moyenne ; juin a été froid, humide et peu lumineux et ces caractéristiques s'accentuent encore en juillet.

Voici d'ailleurs les données relatives à ces différents mois :

	Différence avec la moyenne des 50 dernières années de la température	l'humidité relative	la durée d'insolation.
Mai 1912........	+1,53	+3,6	—16,2 heures.
Juin 1912........	—0,3	+1,1	— 1,7 —
Mai 1913........	+0,7	+7,1	—28 —
Juin 1913........	—0,6	+2,3	—38 —
Juillet 1913......	—2,07	+7,2	—80 —

Les mois de mai et juin 1913 ont donc été nettement plus froids, plus humides et moins lumineux que les mois correspondants de 1912, de même, et de façon plus marquée, pour juillet 1913. Une première conséquence de ces conditions atmosphériques défavorables s'est manifestée par un retard de quinze jours dans l'époque de floraison.

Une autre conséquence, qui découle des récents travaux de Sprecher (1913) sur le Chanvre, se traduit par une diminution sensible de la pression osmotique des plantes prises à un stade déterminé de leur évolution.

On voit donc que le caractère femelle des pieds monoïques s'accentue quand la pression osmotique s'abaisse, et ceci est particulièrement net pour la deuxième floraison du pied B_{21} en 1913, qui s'est produite à un moment où les conditions atmo-

sphériques tendaient le plus à diminuer la concentration du suc cellulaire et qui est presque complètement femelle. Cette dernière remarque s'appuie sur un trop petit nombre de faits pour qu'on puisse en tirer des conclusions générales, mais nous verrons qu'elle concorde tout à fait avec les résultats du chapitre suivant.

Les observations de 1911 sur B_3 et B_{21} semblent en contradiction avec les remarques qui précèdent, car l'été de 1911 fut particulièrement chaud et sec; mais cette année-là les plantes n'avaient encore que deux ans; en même temps qu'elles formaient leurs fleurs, elles développaient leur appareil souterrain, nul ou presque au printemps, et y accumulaient des réserves, tandis qu'en 1912 et 1913 l'augmentation de la taille des rhizomes était très faible par rapport au développement des tiges aériennes; c'est pourquoi j'estime que les observations de 1911 ne sont pas comparables à celles des années qui suivent.

Chez le Houblon japonais on n'a pas encore signalé de cas de monœcie réelle ou apparente qui se soient produits à l'époque normale de végétation.

J'ai eu l'occasion d'en étudier deux exemples, appartenant chacun à l'un et l'autre des types distingués au début de ce chapitre.

L'apparition des fleurs mâles sur un pied femelle s'est produite en 1913 dans une culture en plein champ (à Bourg-la-Reine) chez un individu provenant de graines progénétiques récoltées en juin 1912.

Le pied en question était très vigoureux et, jusqu'en septembre, rien ne le distinguait des autres : il a fleuri fin août et la floraison a commencé par être entièrement et régulièrement femelle; ce n'est que fin septembre, à une époque où la plupart des fleurs femelles étaient nouées ou même transformées en graines, que les fleurs mâles ont été visibles sur deux rameaux. Ces deux rameaux, très allongés, partaient de la base du pied et étaient un peu plus grêles que les rameaux réguliers. Les chatons des extrémités principales étaient restés régulièrement femelles et portaient même des graines, mais les chatons des ramifications secondaires étaient avortés et réduits aux bractées d'ailleurs elles-mêmes plus ou moins atrophiées. Au milieu de ces chatons

avortés ou sur de nouvelles ramifications ont apparu des fleurs mâles en petit nombre, mais normalement constituées, et l'on pouvait voir des graines voisiner avec des groupes de fleurs mâles.

Les fleurs mâles ne se sont pas ouvertes et n'ont pas fourni de pollen ; mais il semble qu'on doive mettre en cause uniquement l'époque tardive de leur apparition, car à l'étude histologique les fleurs semblaient normalement constituées et l'évolution du grain de pollen à partir des cellules mères semblait se faire normalement.

L'autre type d'anomalie, que j'ai décrit ailleurs (1910), fut observé dès le début de ces recherches dans une culture faite au jardin de l'École Normale; l'anomalie est apparue dans la floraison à l'époque habituelle d'un pied mâle qui avait déjà donné une floraison précoce à la suite de semis hâtifs (voir chapitre Ier).

Au mois d'août je vis se développer, à la base de ce pied, des rameaux portant des fleurs à stigmates très visibles, disposées par paires à l'aisselle des feuilles; j'observai même un rameau portant à la fois une ramification femelle et deux ramifications mâles. Tous les essais de fécondation directe ou croisée des fleurs femelles restèrent infructueux.

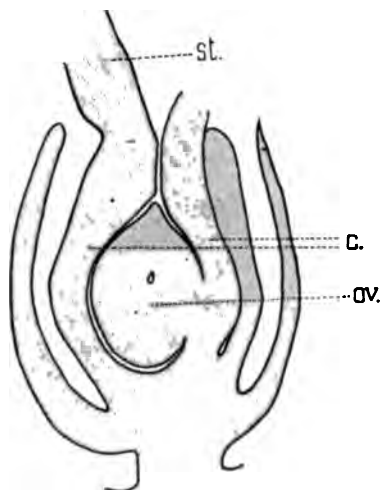


Fig. 6. — Aspect en coupe d'un ovule formé sur un pied mâle de Houblon japonais (1910) : *ov.*, ovule : *c.*, carpelles ; *st.*, stigmates. Gr. : 60.

En présence de cet insuccès, j'ai conservé un des ovaires pour l'étude histologique. La constitution en est anormale et présente des caractères archaïques. L'ovule, for d'une masse cellulaire sans différenciation de téguments, s'insinue entre les deux carpelles directement prolongés par les stigmates et incomplètement accolés l'un à l'autre (fig. 6). On reconnaît un sac embryonnaire rudimentaire avec deux noyaux, l'un au centre, l'autre au sommet du sac. Entre le sac embryonnaire et le sommet de l'ovule, on trouve une série de cellules alignées

en 2 files rappelant la disposition du col de l'archégone chez les Fougères.

En résumé, les deux espèces du genre *Humulus* nous apparaissent comme des plantes où la séparation des sexes est complètement et très généralement réalisée.

Dans les divers cas de monœcie qui ont été étudiés, on rencontre peu d'exemples bien établis où la plante ne reste pas physiologiquement unisexuée et il ne s'agit le plus souvent que de fausse monœcie.

De plus, en ce qui concerne le Houblon commun, les floraisons anormales n'apparaissent que sur des individus jeunes (B_8) ou rajeunis par un bouturage (Early Prolific, liane hermaphrodite de Brunotte), ou bien ne se produisent que très irrégulièrement sur les pousses des différentes années (B_{21}).

CHAPITRE III

LES ANOMALIES FLORALES EXPÉRIMENTALES. CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU DÉTERMINISME DU SEXE

J'ai eu l'occasion d'observer toute une autre série d'anomalies florales sur l'espèce *H. japonicus*, affectant principalement les pieds mâles et qui se sont produites dans les cultures d'hiver dont il est question plus haut (chap. Ier). J'étudierai en outre comparativement une série de phénomènes apparus dans les mêmes conditions sur le Chanvre.

Des observations du même ordre ont déjà été faites sur le Chanvre par divers auteurs à la suite de cultures précoces ou de cultures d'hiver, notamment par Gasparrini (1862) et Molliard (1898). A la lumière des faits que je vais décrire, je reviendrai sur ces observations et sur l'interprétation qu'on en a donnée.

Tout récemment, le botaniste autrichien Figdor (1911) fit en même temps que moi, sur le Houblon japonais, des observations concordant absolument avec les miennes.

CULTURES D'HIVER DE 1912 ET 1913.

Les expériences et observations que je vais décrire ont été faites pendant les trois années 1911, 1912 et 1913.

J'étudierai tout d'abord en détail les conditions de l'apparition des diverses anomalies et leur évolution, d'où je m'efforcerai de déduire des conclusions relatives aux conditions de l'apparition des sexes et de préciser le rôle possible des facteurs externes ou internes. L'étude morphologique et histologique des anomalies me permettra ensuite de voir comment et dans quelle mesure il est possible de modifier le sexe des plantes étudiées.

J'observai pour la première fois lesdites anomalies en 1911, sur des fleurs précoces de plantes semées en février (1) mais le nombre des fleurs irrégulières fut très faible (5 pieds anormaux sur 60 plantes en culture).

Les unes affectaient trois pieds femelles et se traduisaient extérieurement par l'augmentation du nombre des stigmates de chaque fleur.

Les autres, qui sont apparues sur deux mâles, se manifestaient par le développement sur les étamines d'appendices ayant l'aspect et la structure des stigmates. Sur les deux pieds, seules les fleurs du troisième nœud portaient des stigmates, les fleurs des nœuds suivants étant normales.

Ce n'est que dans les cultures de 1912 que j'obtins en abondance des fleurs irrégulières. Je ne mentionnerai que les observations relatives aux pieds mâles, car les pieds femelles ne donnèrent jamais d'anomalies plus accentuées qu'en 1911.

Les anomalies sont apparues sur des semis de janvier (2).

Sur 78 plantes ayant fleuri, il y avait 48 femelles et 30 mâles, parmi ces dernières, 15 ont montré des anomalies accentuées.

Suivons l'évolution des plantes mâles.

(1) Voy. chapitre I[er], p. 59.
(2) Voy. chapitre I[er], p. 60.

TABLEAU 1.

Nos d'ordre des plantes.	ÉTAT AU 1er AVRIL	AU 10 AVRIL	AU 25 AVRIL
A_5	Pas de fleurs.	Pas de fleurs.	Fleurs normales au 5e Nœud.
A_8	Fleurs normales au 3e N.	Fleurs à stigmates au 4e N.	Fleurs normales.
A_{12}	Fleurs normales au 3e N.	Fleurs normales.	Fleurs normales.
B_2	Fleurs à stigmates au 3e N.	Fleurs normales après le 3e N.	Extrémité de la tige principale fleurie ainsi que les rameaux axillaires.
B_3	Fleurs normales au 3e N.	Fleurs normales au 3e N.	Idem.
B_4	Fleurs non épanouies au 3e N.	Idem.	Idem.
B_7	Pas de fleurs.	Pas de fleurs.	Fleurs normales au 4e N.
B_9	Fleurs non épanouies au 3e N.	Fleurs à stigmates au 3e N., normales ensuite.	Extrémité de la tige principale fleurie. Fleurs normales.
B_{14}	Pas de fleurs.	Fleurs normales au 3e N.	Idem. Irrégularité dans le nombre des étamines. Fleurs normales.
B_{15}	Idem.	Idem.	Idem. Fleurs normales.
C_1	Idem.	Fleurs à stigmates au 2e N.	Idem. Fleurs normales.
C_2	Fleurs à stigmates au 3e N.	Fleurs à stigmates sur rameau axillaire du 2e N.	Idem.
C_4	Fleurs normales au 3e N.	Fleurs à stigmates au 2e N., normales ensuite.	Fleurs hermaphrodites.
C_5	Fleurs à stigmates au 2e N., normales au 3e N.	Idem.	Fleurs normales.
C_6	Fleurs normales aux 3e et 4e N. Fleur à stigmates au 5e N.	Fleurs hermaphrodites.	Fleurs hermaphrodites.
C_7	Fleurs pas épanouies au 3e N.	Fleurs à stigmates au 3e N., normales ensuite.	Fleurs normales.
C_8	Idem.	Fleurs normales au 3e N., à stigmates au 4e.	Fleurs hermaphrodites.
C_{11}	Fleurs non épanouies au 4e N. Stigmates nets aux fleurs du 5e N.	Fleurs hermaphrodites.	Fleurs mâles et fleurs hermaphrodites.
C_{12}	Pas de fleurs.	Fleurs au 3e N.	Fleurs mâles et fleurs à stigmates à la base.

TABLEAU I (*suite*).

Nos d'ordre des plantes.	ÉTAT AU 1er AVRIL	AU 10 AVRIL	AU 25 AVRIL
D_1	Fleurs normales au 3e N.	Fleurs à stigmates au 3e N.	**Fleurs normales, sauf irrégularité du nombre des étamines.**
D_2	Fleurs normales au 3e N.	Fleurs normales au 3e N.	**Fleurs normales.**
D_5	Fleurs peu nettes au 3e N., mâles au 4e.	Fleurs normales au 4e N.	Idem.
D_8	Fleurs normales au 4e N.	Idem.	Idem.
D_{12}	Idem.	Idem.	Idem.
D_{13}	Idem.	Idem.	Idem.
E_6	Fleurs à stigmates au 3e N.	Fleurs à stigmates au 3e N.	Idem.
E_8	Pas de fleurs.	Pas de fleurs.	**Fleurs normales au 5e N.**
F_2	Fleurs normales au 3e N. Fleurs à stigmates au 4e.	Fleurs normales au 3e N., à stigmates au 4e, normales au 5e.	**Fleurs normales.**
F_{10}	Fleurs normales au 3e N.	Fleurs normales.	Idem.
F_{12}	Pas de fleurs.	Fleurs normales au 4e N.	Idem.
F_{15}	Pas de fleurs.	Fleurs à stigmates au 4e N., normales ensuite.	Idem.

N désigne les nœuds successifs au-dessus des cotylédons.

Dans le courant de mai, toutes les plantes mâles deviennent tout à fait régulières, sauf les deux pieds numérotés C_6 et C_{11}. Chez ces derniers l'anomalie ne fait que s'accroître jusqu'à donner des plantes morphologiquement et fonctionnellement hermaphrodites.

Voici d'ailleurs l'aspect qu'elles prennent au 15 mai :

C_6. La tige principale, après avoir donné des fleurs monstrueuses plus ou moins hermaphrodites, a cessé de croître. Deux rameaux axillaires se développent au 1er nœud au-dessus des cotylédons ; sur l'un deux apparaissent des fleurs mâles jusqu'au 4e nœud et le rameau se termine par des fleurs femelles ; sur l'autre, les fleurs mâles apparaissent de même, mais elles ont des étamines en nombre irrégulier et portent des appendices stigmatiformes ; l'extrémité se termine également par des fleurs femelles.

C_{11}. Se comporte comme C_6. Des fleurs femelles fertiles apparaissent à l'extrémité des rameaux du 1er nœud ; sur ces rameaux, les fleurs sont régulières jusqu'au 4e nœud ; au 5e, des fleurs irrégulières par le nombre des étamines et la présence d'appendices stigmatiformes font transition avec les fleurs terminales strictement femelles.

La floraison a continué sur les deux pieds pendant tout le mois de mai et le caractère ♀ s'est accentué surtout sur C_{11}. Voici l'aspect de cette plante au 25 mai (fig. 7) :



Fig. 7. — Aspect du pied monoïque de Houblon japonais C_{11} (25 mai 1912).

1er rameau axillaire du 1er nœud :

1er N. : 2 rameaux : l'un complètement femelle ;
l'autre ♂ à la base, ♀ à l'extrémité.

2e N. : 2 rameaux : l'un d'abord ♂, puis ♀ ;
l'autre resté ♀, mais bien plus âgé.

2e rameau axillaire du 1er nœud :

1er N. : Un rameau n'a que des fleurs ♀, peut-être des fleurs ♂ à la base, mais peu distinctes ;
L'autre a deux nœuds, l'un stérile, l'autre ♂ et se termine par des fleurs femelles.
2e N. : 1 rameau stérile;
1 rameau avec deux nœuds ♂ et terminé par des fleurs ♀.

La floraison anormale s'est terminée fin mai; à ce moment beaucoup des fleurs ♀ de ces pieds monoïques étaient fécondées et ont donné des graines paraissant bien constituées. J'ai pu récolter :

8 graines sur le pied C_{11}.
4 — — C_6.

Nous verrons plus loin ce que donnèrent ces graines qui furent semées et cultivées en 1913.

La floraison précoce a cessé totalement fin mai pour toutes les plantes en culture; faute de place, je n'ai pu en conserver qu'une trentaine, mâles ou femelles, qui furent observées jus-

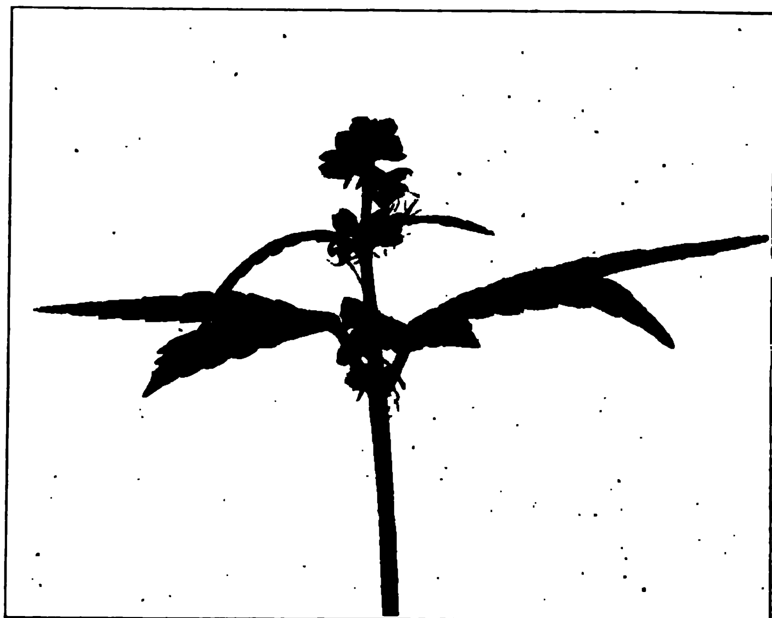


Fig. 8. — Grappe de fleurs ♂ à stigmates. Chanvre (avril 1912).

qu'à l'époque habituelle de floraison ; toutes ont fleuri en août ou septembre sans présenter aucune anomalie ; les pieds C_6 et C_{11}.

en particulier, ont donné une floraison mâle tout à fait régulière, exactement comme les pieds mâles qui n'avaient jamais présenté d'anomalie.

Les semis de Chanvre faits à la même époque que ceux de Houblon japonais, évoluèrent de la même façon ; mais les plantes étant moins encombrantes purent être conservées plus longtemps en serre. On peut, dans le tableau qui suit, constater que les anomalies furent beaucoup plus fréquentes et plus accentuées que dans les cultures de Houblon japonais.

Dans un premier lot, semé au début de janvier, sur 22 plantes observées il y eut 8 femelles et 14 mâles.

Les 14 mâles ont tous fleuri au début d'avril et ont tous donné des fleurs anormales pourvues de stigmates (fig. 8).

Notons l'évolution de ces pieds mâles :

Tableau II.

Numéros d'ordre	25 Mars	10 Avril	2 Mai	15 Mai
1	Fleurs au 4e N., stigmatées.	Grappe terminale de fleurs stigmatées.	Plante presque complètement ♀, porte une graine.	Presque plus de fleurs. Quelques étamines.
2	Fleurs au 4e N., stigmatées.	Fleurs normales après le 4e N.	Fleurs normales.	Fleurs normales.
3	Fleurs non épanouies.	Fleurs au 4e N. stigmatées, normales ensuite.	Fleurs stigmatées à l'extrémité.	Fleurs normales. Floraison s'achève.
4	Fleurs au 5e N., stigmatées.	Grappe terminale de fleurs stigmatées.	Mort.	
5	Fleurs au 4e N., stigmatées.	Grappe terminale de fleurs stigmatées.	Fleurs ♂ et ♀. Graines.	Fleurs ♂ anormales. Une graine.
6	Fleurs au 4e N., stigmatées.	Grappe terminale de fleurs stigmatées.	Presque complètement ♀, une graine.	Floraison terminée.
7	Fleurs au 4e N., stigmatées.	Grappe terminale de fleurs stigmatées.	Fleurs stigmatées.	Fleurs normales.
8	Fleurs au 4e N., stigmatées.	Normal après le 4e N.	Fleurs stigmatées à l'extrémité.	Fleurs ♂ et ♀ et hermaphrodites.
9	Fleurs au 4e N., stigmatées.	Grappe terminale de fleurs à stigmates.	Fleurs stigmatées à l'extrémité.	Presque complètement ♀. Fl. réduites à 1 étamine.
10	Pas encore de fleurs.	Fleurs au 5e N. stigmatées.	Fleurs normales.	Fleurs normales.
11	Pas encore de fleurs.	Fleurs au 5e N. stigmatées.	Fleurs stigmatées.	Fleurs normales.
12	Fleurs au 4e N., stigmatées.	Grappe terminale de fleurs stigmatées.	Floraison terminée.	
13	Fleurs au 4e N. stigmatées.	Grappe terminale de fleurs stigmatées.	Floraison terminée.	
14	Fleurs non épanouies.	Grappe terminale de fleurs stigmatées.	Floraison terminée.	

Dans un second lot de Chanvre semé le 25 janvier, les résultats furent comparables aux précédents. 50 plantes ont germé et fleuri, dont 24♀ et 26♂.

Parmi les mâles, 17 seulement ont porté des fleurs à stigmates.

Sans entrer dans le détail complet de l'évolution de ces plantes du 2e lot, je mentionnerai les faits les plus importants.

Les premières fleurs n'ont apparu qu'au 5e nœud, vers le 10 avril et la floraison n'a été générale que fin avril.

Les anomalies ont toujours apparu sur les premières fleurs.

La floraison s'est terminée en même temps que celle des plantes du 1er lot. Toutes les plantes anormales étaient alors redevenues régulièrement mâles, sauf deux qui au cours de la floraison avaient porté des fleurs uniquement femelles : de celles-ci, l'une avait des graines à côté d'étamines fertiles, l'autre portait encore des fleurs plus ou moins hermaphrodites.

Parmi les expériences de 1913, deux séries de semis de Houblon japonais, faits en fin décembre 1912 et cultivés pendant les six premiers mois de 1913, m'ont conduit à des résultats intéressants.

Les deux séries de semis ont été élevés dans une serre maintenue à une température d'environ 15-20° ; mais, tandis que l'une d'elles (lot A) se développait librement dans l'atmosphère de la serre saturée d'humidité, l'autre (lot B) au contraire était maintenue dans une atmosphère relativement sèche grâce au dispositif suivant. Les plantes étaient placées dans une cage où je faisais circuler de l'air préalablement desséché ; de plus, afin d'éviter la saturation immédiate de cet air par l'eau qui imprégnait la terre, l'atmosphère était séparée de cette terre par une plaque métallique percée de trous où passaient les tiges des plantes ; le tout soigneusement luté. De cette façon j'arrivais à maintenir l'état hygrométrique entre 30 et 40 p. 100 alors qu'à l'extérieur de la cage il était voisin de la saturation.

Les principaux traits de l'évolution de ces deux séries de semis sont rassemblés dans les deux tableaux suivants :

TABLEAU

Numéros d'ordre	ASPECT AU 19 FÉVRIER 1913	26 FÉVRIER 1913	6 MARS 1913	19 MARS 1913
1.1	♂ Fleurs normales.	♂ Fl. normales, Pollen mûr.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.
1.2	Pas de fleurs.	Pas de fleurs.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.
1.3	♂ Fleurs normales.	♂ Fl. normales, Pollen mûr.	♂ Idem.	⚥ Une fleur à stigmates au 2e N. sur R_1.
1.4	♂ Fleurs normales.	♂ Fl. normales. Pollen mûr.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.
1.5	⚥ 1 fleur à stigmates au 4e N.	{ 1 fleur à stigm. au 5e N. / 2 fleurs à stig- au 4e N. }	⚥ Rien de nouveau.	⚥ 2 fleurs à stigm. au 2e N. sur R_1. 1 fleur à stigmates au 1er N. sur R_2.
1.6	Pas de fleurs.	⚥ 1 fleur à stigmates au 3e N.	⚥ 1 fleur avec ovule à 2 stigmates au 3e N.	⚥ Pas de changement.
1.7	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.
1.8	⚥ 1 fleur à stigmates au 3e N.	⚥ Rien de nouveau.	⚥ Pas de nouvelles fleurs à stigmates.	⚥ Pas de nouvelles fleurs à stigmates.
2.1	Pas de fleurs.	⚥ 1 fleur à stigmates au 3e N.	{ 1 fleur à 3 stigmates au 3e N. / 1 fl. à 2 stig. et 1 fl. à 2 stig. } au 2e N.	⚥ Fleurs à stigmates à l'extrémité (4e N.).
2.2	Idem.	♂ Fleurs normales.	⚥ 3 fleurs à stigmates au 4e N.	⚥ Fleurs à stigmates au 1er N. sur R_1.
2.3	⚥ Fleurs à stigmates au 3e et au 4e N.	⚥ { 1 fleur à 2 stigmates au 3e N. / 1 fl. à 1 stig. } / 1 fl. à 2 stig. } au 4e N. }	Tuée par les champignons.	
2.4	♂ Fleurs normales.	⚥ { 1 fleur à 2 stig. au 4e N. / 1 fleur à 1 stig. au 5e N. }	⚥ Nouvel. fleurs à stigmates au 4e N.	Tuée par les champignons.
3.1	⚥ 2 fleurs à stigmates au 4e N. { 1 à 3 stigm. / 1 à 2 stigm. }	⚥ Rien de nouveau.	⚥ Fleurs normales au 3e N.	⚥ Rien de nouveau.
3.2	♂ Fleurs normales.	⚥ 2 fleurs à 1 stigmate au 3e N.	⚥ Rien de nouveau.	⚥ { 1 fleur à stigm. au 3e N. / 1 fleur à stigm. au 5e N. }
3.3	Pas de fleurs.	Pas de fleurs.	♂ Fleurs normales.	⚥ { 1 fleur à stigm. au 3e N. / 1 fleur à stigm. au 4e N. }
3.4	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.	♂ Morte.	

III

1er Avril 1913	27 Avril 1913	6 Mai 1913	18 Juin 1913
⚥ Une fleur à stigmates au 2e N. sur R_2.	⚥ *Nombreuses fleurs ♀ sur R_3 à l'extrémité et 1 sur R_2.*	⚥ Nombreuses fl. à stigmates à l'extrémité de R_1.	
♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.	⚥ Fl. à stigmate à l'extrémité et à tous les N. sur R_1.	♂ Fleurs normales.
⚥ Rien de nouveau.	⚥ Fleurs à stigmates sur R_3.	⚥ Fleurs à stigmates sur R_1.	♂ Fleurs normales.
♂ Fleurs normales.	Morte.		
⚥ Rien de nou-nouveau.	⚥ Fleurs à stigmates sur R_1.	⚥ Fleurs à stigmates de plus en plus nombreuses.	Morte.
♂ Fleurs à stigmates ont disparu.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.	Morte.
♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.	Morte.	
⚥ Rien de nouveau.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.
⚥ Fleurs à stigmates aux 2e, 3e et 4e N.	⚥ Rien de nouveau.	⚥ Fleurs à stigmates et fleurs femelles à tous les nœuds.	⚥ Quelques fleurs à stigmates vers la base sur rameaux courts.
⚥ *Fleurs ♀ à l'extrémité de R_1.*	⚥ *R_1 hermaphrodite.*	Morte.	
⚥ Rien de nouveau.	⚥ Rien de nouveau.	⚥ *R_3 est femelle.*	Plus de fleurs.
⚥ Rien de nouveau.	⚥ Fleurs à stigmates sur R.	⚥ Fleurs à stigmates.	Morte.
⚥ Rien de nouveau.	⚥ Rien de nouveau.	⚥ Fleurs à stigmates.	Morte.

TABLEAU

Numéros d'ordre	Aspect au 19 février 1913	26 Février 1913	6 Mars 1913	19 Mars 1913
4.1	♂ Fleurs normales.	⚥ 1 fleur à stigm. au 3e N.	⚥ 1 fleur à 2 stigm. au 2e N.	⚥ Rien de nouveau.
4.2	⚥ 1 fleur à stigm. au 3e N.	⚥ 1 fleur à 2 stigm. au 3e N. 1 fleur à 1 stigm. au 3e N.	⚥ Rien de nouveau.	⚥ Rien de nouveau.
4.3	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.
5.1	Pas de fleurs.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.	⚥ 1 fleur à stigm. à l'extrémité de la tige princip.
5.2	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.	⚥ Fleur à 1 stigmate au 3e N.	⚥ 1 fleur à stigm. à l'extrémité de la tige principale.
5.3	Pas de fleurs.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.	⚥ 1 fleur à stigm. à l'extrémité de la tige principale.
5.4	Pas de fleurs.	⚥ 2 fleurs à stigmate au 3e N.	⚥ 2 fleurs à stigm. au 4e N. Nouv. fleurs à stigm. au 3e N.	⚥ *Fleurs ♀ à l'extrémité de la tige principale.*
5.5	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.
6.1	⚥ 1 stigmate dans une fleur de l'extrémité.	⚥ Rien de nouveau.	♂ Fleurs normales. Fleur anormale disparue.	♂ Fleurs normales.
6.2	Pas de fleurs.	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.	Morte.
6.3	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.
6.4	♂ Fl. normales.	⚥ 2 fleurs à stigm. au 2e N.	⚥ Nombr. stigm. sur les fl. de R_1.	⚥ *Fleurs ♀ fructifiées au 2e N. de R_1 et R_2.*
7.1	⚥ Pas de fleurs.	⚥ 1 fleur à stigm. au 2e N.	⚥ Rien de nouveau.	⚥ Rien de nouveau.
7.2	♂ Fleurs normales.	⚥ 1 fleur à 2 stig. au 3e N. 2 fleurs à 2 stig. au 4e N.	⚥ 2 fleurs à 2 stig. au 3e N. 3 fleurs à 2 stig. au 4e N.	⚥ Rien de nouveau.
7.3	⚥ 2 fleurs à stigm. au 3e N. 2 fleurs à stigm. au 4e N.	⚥ 1 fleur à 1 stig. au 3e N. Plus. fleurs à stig. au 4e N.	⚥ 1 fleur à 1 stig. au 3e N. 2 fleurs à 1 stig. au 4e N.	⚥ Rien de nouveau.
7.4	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.	Morte.	
7.5	⚥ Fleurs à stigmates au 3e et au 4e N.	⚥ 1 fleur à stigm. au 3e N. 3 fleurs à stigm. au 4e N. Nombr. stigm. au 5e N.	Pas de changement.	⚥ *Fleurs ♀ au 4e N.*
7.6	♂ Fl. normales.	♂ Fl. normales.	Morte.	
	Total. 16 ♂ 8 ⚥	15 ♂ 17 ⚥	14 ♂ 17 ⚥	8 ♂ 20 ⚥

R_1 et R_2 désignent les rameaux axillaires des 1er et 2e nœuds.

... Avril 1913	27 Avril 1913	6 Mai 1913	18 Juin 1913
...en de nouveau	♂ Rien de nouveau	♂ Fleurs à stigm. sur R₁	
...urs à stigmates sur R₁	♂ Rien de nouveau	♂ Fleurs à stigm. sur R₁ et R₂	♂ Fleurs normales
...urs normales	♂ Fleurs normales	♂ Fleurs normales	1 fl. à 1 stigm. est apparue sur R. avant la mort de la plante
...urs à stig... et fleurs ... sur R.	♂ Nombreuses fleurs ... sur R.	♂ Quelques fleurs ... sur R	Morte
...fleur à stigmates à l'extrémité	♂ Nombreuses fleurs à stigmates sur R	♂ Quelq. fleurs à stigmates peu nombreuses sur les nouv. rameaux	♂ Fleurs normales
...en de nouveau	♂ Rien de nouveau	♂ Que peu nouvel. fleurs à stigm. Plante mourante	Morte
...en de nouveau	♂ Rien de nouveau	♂ R presque ...	♂ Quelques fleurs normales. Tiges allongées
...urs normales	♂ Fleurs normales	Morte	
...urs normales	♂ 1 fleur à stigmate au 6e N	♂ Fleurs à stigmates vers l'extrémité	♂ Fleurs normales. Tiges courtes
...urs normales	♂ Fleurs normales	Morte	
...mes aux extrémités de R.	♂ Rien de nouveau	♂ Presque uniquement ...	Morte
...eurs à stigmates aux 3e ... N	Rien de nouveau	♂ Quelques nouvelles fleurs à stigmates	♂ Quelques fleurs normales. Tiges allongées
...en de nouveau	♂ Rien de nouveau	♂ Plante mourante. Nombreuses fleurs à stigmates	
...eurs à stigmates aux 6e, 7e et 8e N	♂ Rien de nouveau	Morte	
...eurs ... sur R et R	Morte		
[illegible]	[illegible]	[illegible]	1 plante sans fleurs

Le signe ♂ désigne des plantes mâles dont les fleurs ont des stigmates

TABLEAU IV

Numéros d'ordre	19 Février 1913	27 Février 1913	6 Mars 1913
1.1	♂ Fleurs normales.	Morte (accident).	
1.2	⚥ 1 fleur à 1 stigmate au 3e N.	⚥ Rien de nouveau.	⚥ { 2 fleurs à stigmates au 4e N. 1 fleur à 1 stigmate au 5e N.
1.3	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.
2.1	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.
2.2	Pas de fleurs.	♂ Fleurs normales.	⚥ { 2 fleurs à 1 stigmate au 4e N. 1 fleur à 1 stigmate au 5e N.
2.3	♂ { Fleurs régulières au 3e N. Fleurs stigmatées au 5e N.	⚥ Rien de nouveau.	♂ Fleurs normales sur R_1.
3.1	Pas de fleurs.	♂ Fleurs normales.	⚥ 1 fleur à 1 stigmate au 3e N.
4.1	Pas de fleurs.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.
4.2	⚥ 4 fleurs à nombreux stigmates au 4e N.	⚥ { 4 fleurs à 2 stigmates au 5e N. 2 fleurs à un stigmate au 3e N.	⚥ *R_1 et R_2 ont de nombreuses fleurs ♀.*
4.3	♂ Fleurs normales.	⚥ { 1 fleur à 2 stigmates au 3e N. 1 fleur à 2 stigmates au 4e N.	⚥ Rien de nouveau.
4.4	♂ Fleurs normales.	⚥ 1 fleur à 1 stigmate au 3e N.	♂ R_1 et R_2 sont normaux.
5.1	♂ Fleurs normales.	⚥ { 1 fleur à 1 stigmate au 3e N. 2 fleurs à 1 stigmate au 4e N.	⚥ { 1 fleur à 1 stigmate au 3e N. 2 fleurs à 1 stigmate aux 2e et 4e N.
5.2	♂ Fleurs normales.	⚥ { 2 fleurs à 1 stigmate au 3e N. 1 fleur à 1 stigmate au 4e N.	⚥ Fleurs à nombreux stigmates à l'extrémité.
5.3	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.	♂ Fleurs normales.
5.4	Pas de fleurs.	♂ Idem.	♂ Idem.
5.5	⚥ 2 fleurs à stigmates au 3e N.	⚥ { 3 fleurs à 1 stigmate au 3e N. 2 fleurs à 1 stigmate au 5e N.	⚥ Très nombreuses fleurs à stigmates aux 3e et 4e N.
6.1	♂ Fleurs normales.	⚥ { 1 fleur à 1 stigmate au 3e N. 3 fleurs à 1 stigmate au 4e N.	⚥ Rien de nouveau.
6.2	Pas de fleurs.	⚥ { 2 fleurs à 1 stigmate au 3e N. 1 fleur à 2 stigmates au 3e N.	⚥ 2 fleurs à 1 stigmate au 4e N.
7.1	Pas de fleurs.	Pas de fleurs.	Pas de fleurs.
7.2	Pas de fleurs.	Pas de fleurs.	♂ Fleurs normales.
	Total. { 9 ♂ 4 ⚥	7 ♂ 10 ⚥	8 ♂ 10 ⚥

B

19 Mars 1913	1er Avril 1913	15 Avril 1913
Fleurs à 1 stigmate aux ♀ et ♂	Fleurs normales	Fleurs normales
Fleurs normales.	Fleurs normales	Fleurs normales
Morte		
fleur à 2 stigmates au ♂	Rien de nouveau	Fleurs toutes passées
fleurs à 2 stigmates au ♂		
Fleurs normales	Fleurs normales	Fleurs à stigmate sur R_1
fleur à 1 stigmate au ♀	Fleurs normales	Morte
fleur à 2 stigmates au ♂		
Fleurs normales	Fleurs normales	Fleurs normales
Nombreuses fleurs ♀ à 2 ou 3 stigmates sur	Rien de nouveau	[illegible] sur R
[illegible] sur R	Rien de nouveau	Fleurs normales
fleur à stigmate au ♂ sur R	Fleurs à stigmate sur R	Fleurs normales
Pas de changement	Fleurs aux [illegible] ♀ et ♂	Fleurs normales
Rameaux R [illegible]	Rien de nouveau	[illegible] R_1
Rameaux R_1 [illegible]		
Fleurs normales	Fleurs à stigmates à l'extrémité	Rien de nouveau
Idem	Fleurs normales	[illegible]
Rien de nouveau	Fleurs normales	[illegible]
Fleurs à stigmates à l'extrémité	Rien de nouveau	Rien de nouveau
Rien de nouveau	Rien de nouveau	Rien de nouveau
Pas de fleurs	Fleurs à [illegible]	Rien de nouveau
fleur à stigmate sur R_1	fleur [illegible] à l'extrémité de R_1	Rien de nouveau
12	11	

Sur le tableau relatif aux plantes du premier lot, on peut faire les remarques suivantes :

1° La proportion des plantes anormales augmente constamment depuis le début de la floraison jusqu'à la fin d'avril, puis diminue ensuite.

2° Les 22 plantes mâles qui ont vécu jusqu'au mois de mai ont toutes porté des fleurs anormales; une seule d'entre elles n'a eu que très tardivement une seule fleur irrégulière, d'ailleurs peu modifiée. Parmi les 12 plantes qui sont mortes avant le mois de mai, 8 sont toujours restées normales; de ces 8, une seule avait vécu jusqu'à la fin d'avril, les autres ayant été tuées prématurément par les moisissures.

Donc, sur 34 plantes mâles, 8 seulement, c'est-à-dire 1/4 environ n'ont pas été modifiées, et encore est-il probable que plusieurs de celles-ci, sinon toutes, seraient devenues anormales si elles avaient vécu.

3° Sauf de rares exceptions, les anomalies apparues sur la tige principale se reproduisent plus nombreuses et plus accentuées sur les rameaux axillaires du 1er et du 2e nœud (R_1 et R_2). Certaines plantes même ne deviennent anormales que sur les rameaux axillaires.

4° La plupart des anomalies disparaissent fin mai sur les plantes qui subsistent à cette époque ; la floraison redevient normale avant de s'arrêter complètement.

Les plantes du second lot ont donné sensiblement les mêmes résultats ; toutefois, les plantes sont toutes mortes dans le courant d'avril. Sur 20 plantes mâles, 5, dont 2 tuées au début de la floraison, n'ont jamais présenté que des fleurs régulières.

Production expérimentale de plantes vraiment hermaphrodites.

L'examen des 2 tableaux précédents nous montre encore que les fleurs femelles se sont formées sur un certain nombre de plantes mâles des 2 lots. Ces fleurs femelles ont pu être fécondées et donner des graines qui malheureusement n'ont pas pu toutes venir à maturité, certains rameaux porte-graines ayant été détruits par la maladie de la toile.

Sur 34 plantes du 1[er] lot, 7 sont devenues monoïques (n° 1.1, 2.2, 3.1, 5.1, 5.4, 6.4 et 7.5).

Sur 20 plantes du second lot, 3 sont devenues monoïques (4.2, 4.3 et 5.2).

Comme sur les pieds C_{11} et C_6 de 1912, ici les fleurs femelles ont rarement apparu sur les tiges principales, mais sur des rameaux axillaires du 1[er] et du 2[e] nœud (Planche VIII), où elles se groupaient en chatons plus ou moins réguliers.

L'apparition de ces plantes bisexuées s'est encore renouvelée à diverses reprises au cours de mes recherches, sur des graines de différentes origines et dans des conditions variées.

En 1913, par exemple, j'ai vu devenir bisexuées des plantes mâles provenant de semis de janvier et élevées dans une serre à 10-12°. Les fleurs femelles ont apparu en mai ou même en juin et formaient des chatons aux extrémités des rameaux du premier et du deuxième nœud.

Ces observations ont été faites sur deux plantes provenant de graines du jardin botanique de Zurich, et sur une autre plante d'une culture de la variété panachée. Des graines purent être récoltées.

En 1912, j'ai provoqué aussi ces anomalies dans des cultures faites en automne, de juillet en novembre. Deux lots de Houblon japonais ont été élevés dans les conditions suivantes : l'un se développait à l'air libre dans une atmosphère relativement sèche ; l'autre était placé dans une enceinte fermée où l'air restait constamment saturé d'humidité, communiquant avec l'extérieur juste assez pour permettre les échanges respiratoires ; de plus, en vue de provoquer des floraisons précoces, les 2 lots de plantes étaient maintenues à l'obscurité pendant une partie de la journée.

Les semis ayant été faits au début de juillet, les fleurs ont apparu un mois après dans les 2 lots.

Dans le premier lot, la floraison était normale et les plantes mâles sont mortes après avoir fleuri.

Dans le second lot, placé en atmosphère humide, les plantes mâles ont montré quelques rares anomalies au début de la floraison, mais beaucoup d'entre elles moururent comme dans le premier lot ; chez celles qui subsistèrent, les anomalies devinrent

de plus en plus nombreuses et de plus en plus accentuées sur les rameaux axillaires développés à la base des tiges. En novembre,

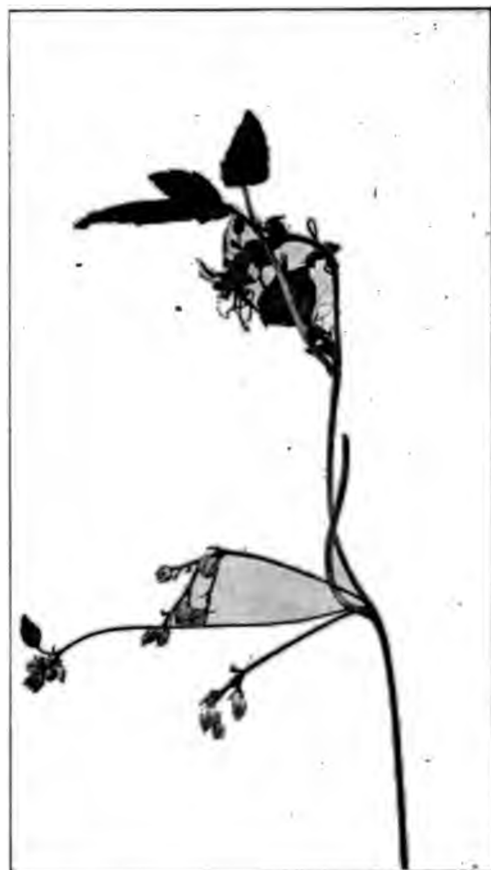


Fig. 9. — Rameau monoïque d'un pied de Houblon japonais des cultures d'automne (novembre 1912).

des chatons femelles très réguliers apparurent aux extrémités de tous les rameaux et, par suite de la chute des dernières fleurs mâles, les plantes prirent tout à fait l'aspect de plantes femelles. La figure 9 représente une de ces plantes peu de temps avant la chute des dernières fleurs mâles.

Par suite de la disparition des fleurs mâles, les fleurs femelles ne purent être fécondées et ne donnèrent pas de graines.

Ces plantes devenues femelles purent être conservées quelque temps encore pendant l'hiver : de nouvelles pousses très courtes

se développèrent encore, mais ne donnèrent que des fleurs femelles.

Parmi toutes les graines récoltées sur les pieds mâles devenus monoïques, je n'ai encore pu suivre l'évolution que de celles récoltées en 1912 sur C_6 et C_{11} (1).

Ces graines ont été partagées en 2 lots de 6 (4 graines provenant de C_2 et 2 de C_6).

Un lot a été semé en janvier et élevé en serre.

L'autre a été semé en mars et élevé en plein air.

Une graine seulement provenant de C_{11} a germé dans chaque semis.

La plante provenant du semis de janvier a fleuri en mars et ne portait tout d'abord que des fleurs mâles très régulières, mais des fleurs à stigmates ont apparu sur les rameaux du 1er et du 2e nœud et des chatons femelles se sont formés aux extrémités de ces mêmes rameaux ; ici encore j'ai pu récolter quelques graines.

La plante provenant du semis de mars s'est développée normalement et a évolué en un pied femelle très vigoureux qui a mûri de nombreuses graines.

Donc, des deux plantes provenant de graines récoltées sur des pieds mâles, l'une était femelle; l'autre, d'abord mâle, est devenue presque entièrement femelle. Ces résultats, quoique limités à deux observations, s'opposent complètement a ceux qu'a signalés Strasburger (1910) d'après lesquels des graines récoltées sur des pieds mâles de *Mercurialis annua* n'ont donné que des pieds mâles.

Pour employer les termes de Strasburger, la tendance à donner des femelles des ovules nés sur des pieds mâles ne serait pas affaiblie, comme dans les observations de cet auteur, mais semblerait au contraire accrue.

La possibilité de la production de plantes monoïques à partir de plantes mâles montre que les individus mâles de Houblon ou de Chanvre ne sont pas tous identiques. S'il est possible de modifier les caractères sexuels secondaires des mâles, de faire apparaître sur presque tous, sinon sur tous, des caractères femelles

(1) Les graines récoltées sur les pieds mâles de Chanvre n'ont pas germé.

superficiels, il n'est pas douteux qu'il existe en outre, indépendamment de toute question de races ou de lignées, une certaine proportion de plantes mâles qui peuvent évoluer en plantes hermaphrodites ou même en plantes femelles. Cette proportion doit être assez faible, mais mes expériences portent sur un trop petit nombre de plantes pour qu'il me soit possible de la fixer avec quelque certitude.

La proportion des sexes est-elle modifiée dans les cultures d'hiver?

On pourrait concevoir que les facteurs qui provoquent l'apparition des fleurs femelles sur les pieds mâles agissent assez tôt pour que les fleurs femelles se forment dès le début de la floraison, autrement dit pour que la proportion des plantes mâles et femelles soit modifiée dans les cultures d'hiver.

Or voici les nombres trouvés dans mes cultures :

	♀	♂	normaux ou	anormaux.
Pour le Chanvre :				
Semis du 8 janvier 1912.	8	14	—	—
— 25 —	24	26	—	—
Pour le Houblon japonais :				
Semis de 1912	48	30	—	—
1er lot de 1913	37	34	—	—
2e —	35	20	—	—

On voit que pour le Chanvre le nombre des mâles est ici supérieur à celui des femelles, tandis qu'Heyer (1883) donne 114 femelles pour 100 mâles comme proportion normale.

Pour le Houblon japonais, j'ai compté, dans une culture en pleins champs, 95 femelles pour 52 mâles, c'est-à-dire une proportion de femelles encore supérieure à celle trouvée dans mes cultures d'hiver.

D'ailleurs nous avons vu que chez les plantes mâles les fleurs femelles se forment rarement sur la tige principale, mais surtout sur les rameaux axillaires. Il paraît donc invraisemblable que le sexe de la graine puisse être modifié au point de disparaître complètement dès les premières fleurs.

D'autre part, les plantes les plus modifiées redeviennent normales en juillet ou en août si on les replace dans les conditions normales, et jamais je n'ai observé de plante qui, étant

femelle à la floraison précoce, redevienne mâle à la floraison normale.

On peut donc en conclure que *les cultures d'hiver ne modifient pas les proportions des plantes mâles et femelles.*

CAUSES QUI DÉTERMINENT LES ANOMALIES.

Il me paraît tout d'abord impossible d'admettre, pour expliquer l'apparition des anomalies, l'interprétation que STRASBURGER (1900) a donnée des résultats de MOLLIARD, à savoir que cet auteur aurait employé des semences ayant une tendance à la monœcie.

En effet, j'ai retrouvé pour le Chanvre, et dans des conditions analogues, les anomalies qu'avait signalées MOLLIARD, et ceci avec des graines de provenance variée (graines de la maison Vilmorin, graines provenant de divers jardins botaniques étrangers) et aussi avec des graines de différentes variétés (*C. gigantea*, *C. indica*).

Les mêmes phénomènes se reproduisent dans les mêmes conditions avec le Houblon japonais et ont été observés simultanément par FIGDOR à Vienne et par moi à Paris ; j'ai expérimenté avec des graines provenant de la maison Vilmorin ou de divers jardins botaniques, avec des graines de la variété à feuilles vertes ou de la variété à feuilles panachées et j'ai pu vérifier ainsi que la production des anomalies ne dépendait pas des graines employées.

Enfin, de tous les lots de graines qui furent mis en expérience en 1911, 1912 ou 1913, des témoins furent gardés pour être cultivés dans des conditions ordinaires et ont toujours évolué régulièrement.

Il faut donc chercher la cause des phénomènes observés dans les conditions physiques très particulières où étaient placées les plantes en expérience. Toutes les cultures, aussi bien celles de GASPARRINI, de MOLLIARD, de FIGDOR que les miennes, provenaient de semis très précoces ou même ont été faites pendant l'hiver.

Des principaux facteurs physiques, chaleur, lumière et humidité, qui diffèrent en hiver de ce qu'ils sont pendant les périodes normales de végétation, on peut éliminer d'abord le facteur

chaleur qui ne semble pas avoir d'action nette dans la production des anomalies. En effet, si certaines cultures ont été maintenues à une température relativement basse (8-10°), d'autres au contraire ont toujours été maintenues entre 15 et 20° (cultures de l'hiver 1912-13) et les anomalies y ont apparu aussi nombreuses et aussi accentuées. Le seul effet net de la diminution de la température est, comme nous l'avons déjà vu (voir chap. Ier, p. 64) un ralentissement de la végétation et un retard dans l'apparition des premières fleurs.

Influence de l'éclairement. — MOLLIARD a rapporté à la diminution de l'intensité lumineuse les anomalies qu'il a observées sur le Chanvre. D'après lui, « l'intensité de transformation varie en même temps que l'intensité de l'ombre et les semis effectués à une intensité lumineuse normale, toutes les autres conditions restant comparables, n'ont produit que des individus parfaitement normaux. »

La comparaison de mes expériences de 1911, 1912 et 1913, ainsi que les observations de l'automne 1913, semblent tout d'abord conduire à la même interprétation. On constate, en effet, que les anomalies sont d'autant plus accentuées que les semis sont plus précoces ; c'est en 1913 que les semis ont été faits le plus tôt et que les pieds mâles de Houblon japonais ont été le plus profondément modifiés. De même dans les semis de Chanvre de janvier 1913, les plus anormaux ont été les semis du 8 janvier. Enfin, en 1913, des séries de semis, faits respectivement aux mois de janvier, février et mars et élevés dans les mêmes conditions que les semis de décembre 1912, ont donné des anomalies de moins en moins nombreuses et de moins en moins accentuées.

D'autre part, dans les cultures d'automne 1912, sur les plantes qui ont subsisté jusqu'en novembre, les fleurs femelles ont remplacé les fleurs mâles à une époque de l'année où l'éclairement quotidien est considérablement diminué.

Enfin toutes les plantes des cultures précoces de 1912 et de 1913 dont l'évolution est étudiée plus haut en détail sont redevenues normales au mois de mai ou juin, époque où l'éclairement quotidien atteint son maximum.

STRASBURGER avait contesté cette interprétation de MOLLIARD relative au rôle de la lumière dans la production des anomalies du Chanvre; il avait fait l'expérience suivante : 600 graines de Chanvre ont été semées le 1[er] juillet à l'intérieur d'une serre dont les vitres avaient été badigeonnées avec un lait de chaux pour diminuer l'intensité lumineuse; sur 503 plantes qui ont fleuri, l'influence de la diminution de l'éclairement s'est manifestée par l'étiolement des plantes qui avaient besoin de tuteurs et par la précocité relative de la floraison, les fleurs ayant apparu sur des plantes dont plusieurs n'avaient pas 30 centimètres; malgré cela aucune anomalie ne put être observée sur les 239 ♂ qui ont fleuri.

J'ai obtenu les mêmes résultats que STRASBURGER dans les cultures de Houblon japonais et de Chanvre faites en été avec un éclairement quotidien réduit (chap. I[er], p. 61)

En 1912, l'expérience fut faite à deux reprises avec des lots d'environ 60 pieds de Chanvre et 60 pieds de Houblon japonais semés en mai ou en juin. En 1913, elle fut renouvelée sur plus de 200 pieds de Houblon japonais semés aussi en mai ou juin; l'éclairement fut plus réduit encore, à tel point que les plantes s'étiolaient et jaunissaient.

Néanmoins, à part la précocité, toutes les floraisons furent normales en 1913 comme en 1912. En août 1913 seulement, je vis apparaître quelques rares fleurs pourvues de stigmates sur les rameaux axillaires de 4 pieds mâles.

D'ailleurs, si on examine de plus près les résultats des expériences de 1913 dont le détail est donné plus haut, on constate que la floraison, commencée en février, s'est continuée en mars et avril avec augmentation nette des productions anormales tant en nombre qu'en intensité, *malgré l'augmentation progressive de l'éclairement.*

On peut donc dire que les variations de l'éclairement ne suffisent pas à provoquer l'apparition d'organes ou de fleurs femelles sur les pieds mâles ou à déterminer le retour aux formes normales.

Influence de la transpiration. — Il en est du facteur état hygrométrique comme du facteur éclairement.

L'humidité de l'air est plus grande en hiver qu'en été et le degré hygrométrique était en général assez élevé dans les serres où étaient élevées les cultures d'hiver ; mais les variations de l'humidité de l'air, pas plus que les variations de la lumière, ne peuvent à elles seules déterminer tous les phénomènes observés.

En effet, d'une part, le degré hygrométrique, assez élevé dans les cultures de l'hiver 1913 qui se sont montrées très anormales, était très faible dans les cultures d'été à éclairement réduit qui sont restées normales. Dans les cultures d'automne 1912, seules se sont modifiées les plantes placées dans une enceinte fermée, par suite très humide.

Mais, d'autre part, les deux lots de plantes A et B semées fin décembre 1912, qui, toutes les autres conditions étant comparables, ont été élevées dans des atmosphères dont le degré hygrométrique était maintenu, comme nous l'avons vu plus haut, respectivement à environ 30 p. 100 et 80 p. 100, se sont comportés de la même façon. Tout au plus peut-on remarquer que dans le lot humide la proportion des pieds anormaux n'a cessé d'augmenter jusqu'à fin avril, tandis que dans l'autre lot elle a de suite atteint un maximum qu'elle n'a guère dépassé, et diminué en avril, et le nombre des individus restés normaux en avril est légèrement plus élevé (3 sur 20 au lieu de 2 sur 34).

Les variations de l'état hygrométrique de l'air agissent sur les plantes en modifiant l'intensité de la transpiration sur laquelle la lumière et la chaleur ont aussi une influence, et si chacun des facteurs dont je viens d'étudier le rôle dans la production des anomalies ne peut à lui seul déterminer tous les faits observés, la plupart de ces faits peuvent à mon avis être mis en rapport avec des variations de la transpiration des plantes étudiées.

On connaît l'importance et la complexité du phénomène de la transpiration et les récents travaux de Leclerc du Sablon (1913) ont précisé l'influence des différents facteurs, en particulier de la chaleur et de la lumière, sur le dégagement ou la rétention de vapeur d'eau par les plantes.

Dès lors on conçoit que, dans les cultures d'hiver ou de printemps, la transpiration soit ralentie par les circonstances suivantes :

1° La longueur des nuits;

2° La faible luminosité des jours;

3° L'augmentation du degré hygrométrique des enceintes de culture.

On conçoit aussi que l'augmentation de la transpiration obtenue en desséchant l'air (semis de décembre 1912) soit annulée par l'influence du faible éclairement.

Plus les semis sont précoces, plus la transpiration des jeunes plantules est réduite et plus les anomalies sont nombreuses et importantes.

Les expériences d'été où les floraisons sont normales malgré l'éclairement réduit, aussi bien celles de STRASBURGER sur le Chanvre que les miennes sur le Houblon japonais et le Chanvre, correspondent à un accroissement de la transpiration.

Dans les expériences de STRASBURGER, l'auteur prend soin de remarquer que « Der Versuch begann am 1° Juli und während seiner ganzen Dauer herrschte gleichmässig helles und heisses Wetter. Die Temperatur im Gewächshause pflegte dabei am Tage bis auf 30° C. zu steigen, um des Nachts nur wenig unter 20° C. zu fallen ».

La température montait à 30° le jour et ne tombait guère qu'à 20° la nuit; le temps était clair et chaud et les cultures étaient faites en juillet, mois où les journées sont encore très longues, toutes circonstances qui favorisaient la transpiration et compensaient largement l'influence de la diminution artificielle de l'éclairement.

De même, dans mes expériences d'été, les plantes qui étaient conservées à l'obscurité pendant une partie de la journée, étaient exposées à l'insolation directe pendant une partie de la durée de l'éclairement quotidien; l'atmosphère des châssis où elles étaient cultivées s'échauffait alors à plus de 30° et, sous l'influence combinée des radiations solaires et de la température, la transpiration était très active, ce qui se traduisait par la nécessité d'arrosages fréquents et abondants; le ralentissement provoqué par la diminution de l'éclairement était ici encore largement compensé.

Enfin, dans les expériences de l'automne 1912, où le caractère femelle des plantes mâles en expérience s'accentuait gra-

duellement, tous les facteurs physiques agissaient dans le même sens pour diminuer la transpiration et de plus en plus au fur et à mesure qu'on avançait en saison.

L'apparition des anomalies chez les plantes étudiées semble donc liée à un ralentissement de la transpiration.

Relations entre les variations de la pression osmotique et l'évolution des anomalies. — Cependant, l'interprétation précédente ne paraît encore pas suffire à l'explication de tous les phénomènes observés. C'est ainsi qu'on ne se rend pas compte, par exemple, pourquoi dans le lot A des cultures d'hiver 1912-13 les anomalies vont en s'accentuant de février jusqu'en avril.

Si, d'autre part, on compare l'évolution de ce lot A avec celle de semis faits plus tardivement, mais élevés dans les mêmes conditions, on constate des différences qui ne peuvent s'expliquer par l'action, même concordante, des facteurs externes.

Par exemple, des semis ont été faits respectivement aux dates du 20 janvier et du 2 février 1913 et élevés à côté des lots A et B semés fin décembre 1912.

Les premiers ont fleuri vers le 25 mars, les seconds vers le 5 avril. Au 15 avril, ils avaient sensiblement la même taille que les plantes des lots A et B.

Cependant, on distinguait :

Dans les semis du 20 janvier : 14 ♂, dont 5 anormaux portant en tout 7 fleurs à stigmates;
— — 2 février : 23 ♂, dont 3 anormaux portant en tout 3 fleurs à stigmates;

tandis que dans le lot A, sur 26 plantes ♂ qui subsistaient, 19 étaient anormales avec un grand nombre de fleurs monstrueuses et même des fleurs femelles fécondables ou fécondées.

Tandis que la proportion des plantes anormales, de moitié qu'elle était en février, est en avril passée aux deux tiers dans le lot A, n'est-elle, à la même époque, que du tiers dans les semis du 20 janvier.

Or les 3 lots de plantes qui, à la mi-avril, subissaient les mêmes influences extérieures ne différaient entre elles que par leur âge et par l'ensemble des conditions auxquelles elles avaient été soumises depuis la germination ; c'est la résultante

de ces conditions qui déterminait la plus ou moins grande déformation des fleurs apparues en même temps dans les trois lots de plantes.

Autrement dit, la constitution interne des plantes avait été modifiée, et dans l'étude des anomalies, il faut tenir compte non seulement de l'action des facteurs externes, mais aussi de l'influence des facteurs internes. Parmi ces derniers il n'est pas douteux que la pression osmotique ait une importance toute particulière.

Dans un travail tout récent sur la sexualité du Chanvre et de l'Oseille, A. SPRECHER (1913) a mis en évidence les rapports de la pression osmotique et de la sexualité. Par des mesures cryoscopiques, il a montré :

1° Que la pression osmotique augmente avec toutes les causes qui activent la transpiration ;

2° Que la pression osmotique des plantes mâles est un peu plus élevée que celle des plantes femelles prises à la même époque au moment de la floraison ;

3° Que la pression osmotique des plantes mâles diminue après la floraison et passe par les mêmes valeurs que la pression osmotique des plantes femelles ;

4° Que la pression osmotique des plantes femelles passe par un maximum au moment de la maturation des graines.

Or, dans toutes celles de mes expériences où ont apparu des anomalies florales sur des pieds mâles, la pression osmotique des plantes en culture était vraisemblablement diminuée : 1° par toutes les causes qui, comme nous venons de le voir, entravent la transpiration ; 2° peut-être aussi par l'appauvrissement des réserves qui accompagnent les floraisons précoces (voir chap. Ier, p. 66)

Il est donc naturel d'admettre que la formation, sur les plantes mâles, d'organes ou de fleurs femelles est due à un abaissement de la concentration du suc cellulaire.

Cette hypothèse permet d'interpréter l'accentuation des caractères femelles sur les rameaux nés après la floraison de l'axe principal ; en effet, d'après la troisième des conclusions de SPRECHER que j'ai signalées, la pression osmotique s'abaisse après la formation des fleurs, laquelle correspond à la destruction des réserves de la plante. De même la formation des premières fleurs

tend à abaisser la pression osmotique déjà faible des Houblons japonais, et rien ne tend à la relever dans les nouveaux rameaux qui apparaissent ; l'appareil foliaire, peu développé à cette époque (Pl. VIII), jaunit souvent et devient inactif sur la tige principale défleurie ; les feuilles des nouveaux rameaux sont encore moins nombreuses et plus petites ; l'assimilation est très affaiblie, la circulation de l'eau entravée par le ralentissement de la transpiration ; l'apport des sels minéraux par les racines ou des composés organiques par les feuilles ne se fait pas et rien ne compense la diminution de concentration des sucs cellulaires due à la formation des fleurs ; la pression osmotique tend à décroître en même temps que les anomalies s'exagèrent.

Par la suite, deux cas peuvent se produire :

Ou bien les réserves s'épuisent complètement, la plante cesse de croître et meurt. Ou bien les conditions redeviennent meilleures, l'éclairement augmente, des feuilles peuvent se former et l'assimilation devenir plus active ; si, en même temps, la transpiration augmente, on conçoit que la pression osmotique passe à nouveau par des valeurs plus élevées, la plante redevient mâle.

Nous avons vu que les variations signalées au chapitre précédent dans les formes monoïques spontanément apparues peuvent aussi être mises en rapport avec des variations de la pression osmotique dues aux circonstances atmosphériques.

On peut ajouter que l'apparition des fleurs mâles sur les pieds femelles se produit toujours au moment de la formation des graines, par exemple chez la variété « Early Prolific », ou sur le pied anormal de Houblon japonais monoïque de Bourg-la-Reine ; et les résultats de Sprecher nous apprennent que c'est au moment de la formation des graines que la pression osmotique passe par un maximum.

Donc, de façon générale, chez le Chanvre ou chez les espèces du genre *Humulus*, l'augmentation de la pression osmotique favorise la formation de fleurs ou d'organes mâles, la diminution de la pression osmotique favorise lá formation de fleurs ou d'organes femelles.

Je n'ai fait jusqu'ici aucune mesure de pression osmotique et

mon interprétation ne repose que sur l'application raisonnée des résultats de SPRECHER aux phénomènes que j'ai observés. Pour compléter cette étude et en justifier pleinement les conclusions, il serait nécessaire de mesurer la pression osmotique des plantes dans les diverses cultures de Houblon japonais, par exemple. C'est un travail que je me propose d'entreprendre ultérieurement.

Il est à remarquer que, par des expériences d'un tout autre ordre, BLARINGHEM (1907) a été conduit pour le Maïs à des conclusions analogues, à savoir que la métamorphose des fleurs mâles en fleurs femelles est due à l'excès d'eau dans les rejets développés après mutilation.

ÉTUDE DES FLEURS ANORMALES.

Étudions maintenant l'importance des modifications provoquées chez le Houblon japonais ou le Chanvre par les conditions spéciales de culture. Examinons la constitution et la structure histologique des organes et des fleurs modifiées.

Étude morphologique. — MOLLIARD a étudié en détail la constitution des fleurs anormales apparues dans ses expériences et montré qu'on pouvait les considérer toutes comme des formes de passage du type floral mâle (cinq sépales, cinq étamines opposées aux sépales) au type floral femelle (une bractée périgoniale entourant un ovule formé de deux carpelles) par transformation ou avortement des divers organes.

Les phases principales de la transformation des fleurs mâles sont les suivantes :

1° Apparition de stigmates plumeux sur les étamines et soudure deux à deux des sépales ou des étamines ;

2° Transformation et soudure de toutes les étamines; la fleur prend l'aspect d'une fleur femelle sur le type cinq avec cinq carpelles incomplètement soudés et cinq stigmates ;

3° Deux étamines seulement peuvent se transformer en un pistil à deux stigmates placé dans l'axe de la fleur entre les trois étamines restant.

4° A partir du type 3, atrophie des étamines externes ; il ne reste qu'une fleur femelle normale.

L'auteur en conclut que les fleurs de Chanvre sont unisexuées fondamentalement et non par avortement.

FIGDOR donne une description détaillée de 80 fleurs anormales de Houblon japonais apparues dans des cultures d'hiver. Il considère aussi tous les organes femelles formés sur les fleurs mâles comme des étamines modifiées, et, dans les cas, assez rares d'ailléurs, où apparaît un ovaire central surajouté au nombre normal d'étamines, l'auteur pense que cet ovaire est formé par des étamines surajoutées et modifiées, plutôt que par un ovaire, rudimentaire dans la fleur normale, mais développé par suite de circonstances culturales spéciales.

J'ai eu l'occasion d'observer un grand nombre de fleurs anormales tant sur le Chanvre que sur le Houblon japonais. Elles présentent un très grand polymorphisme, et leur constitution ne peut pas toujours s'expliquer par la transformation ou l'avortement des pièces florales des fleurs mâles.

Quoiqu'il soit difficile de rencontrer plusieurs fleurs construites exactement sur le même type, j'estime qu'il serait fastidieux et sans intérêt de les étudier toutes en détail et je me bornerai à décrire les formes les plus caractéristiques.

Fleurs anormales de Chanvre des semis de janvier 1912. — Voici d'abord quelques types de fleurs ayant un nombre de pièces florales inférieur ou égal au nombre de pièces des fleurs mâles normales.

Fleurs sur le type 5 :

5 S + 5 E, une étamine au centre de la fleur ;
5 S + 5 E, 4 étamines normales, la 5e porte à la base un stigmate court ;
5 S + 5 E, 2 étamines normales, 2 portent des renflements en forme d'ovaires; la 5e, très petite, est prolongée par un stigmate;
5 S + 4 E + 1 C, une étamine prolongée par un stigmate est soudée à un ovaire à un stigmate (fig. 10, I) ;
5 S + 2 E + 3 C, les trois carpelles sont trois pièces foliacées soudées et portant chacune un stigmate ;
5 S + 2 E + 3 C, une étamine est prolongée par un stigmate; toutes deux sont soudées à un organe central à trois stigmates.

Fleurs ayant une ou plusieurs pièces florales atrophiées :

4 S + 4 E, toutes les pièces normales;
4 S + 4 E, une étamine porte un stigmate ;
4 S + 3 E + 1 C, une étamine porte un stigmate et est soudée à un ovaire central à un stigmate (fig. 10, II) ;
5 S + 2 E + 2 C, ovaire central à deux stigmates (fig. 10, III) ;

4 S + 1 E + 4 C, ovaire central à quatre stigmates dont un plus fin (Pl. IX, fig. I) ;
(?) S + 1 E + 3 (?) C, ovaire à deux stigmates et dont un est bifurqué et une étamine portant un stigmate (Pl. IX, fig. II);
5 S + 4 C, ovaire central à quatre stigmates (Pl. IX, fig. III);

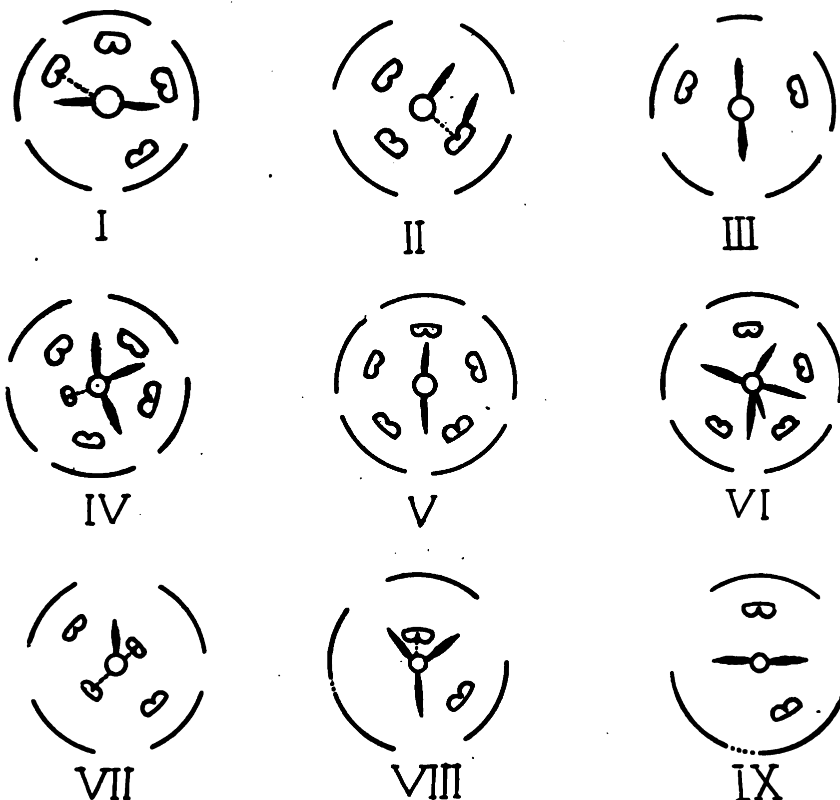


Fig. 10. — Diagramme de quelques fleurs anormales caractéristiques des cultures d'hiver (I à VI, Chanvre; VII à XI, Houblon japonais).

4 S + 4 C, ovaire central à quatre stigmates ;
4 S + 3 C, ovaire central à trois stigmates;
2 S + 5 C (?), ovaire à cinq stigmates dont un plus petit (Pl. IX, fig. IV);
2 S + 4 C, ovaire à quatre stigmates, deux grands et deux petits;
3 S + 3 C, ovaire à trois stigmates ;
2 S + 2 C, fleur femelle presque normale.

Mais à côté de ces types de fleurs, j'en ai trouvé sur les mêmes plantes d'autres où le nombre des pièces florales est bien au-dessus du nombre normal et dont la structure ne s'explique guère que par une prolifération centrale de la fleur ; il apparaît alors, en plus des pièces normales de la fleur mâle,

un ovaire pourvu d'un nombre plus ou moins grand de stigmates et réduit d'ailleurs le plus souvent à un sac stérile incomplètement clos.

Voici quelques-unes de ces formes de fleurs.

5 S + 5 E + 2 C, au centre de la fleur mâle, un ovaire rappelant l'ovule de la fleur normale ; assez fréquent (fig. 10, V) ;
5 S + 5 E + 3 C, une étamine réduite et soudée à un ovaire central à trois stigmates (fig. 10, IV) ;
5 S + 2 E + 4 C, deux étamines soudées à un ovaire portant quatre stigmates disposés dans deux plans rectangulaires ;
4 S + 4 E + 2 C, ovaire central à 1 stigmate dans une fleur ♂ sur le type 4 ;
4 S + 4 E + 2 C, — 2 stigmates — —
4 S + 4 E + 3 C, — 3 — — — (fréquent) ;
5 S + 3 E + 3 C, fleur sur le type 3 ;
5 S + 3 E + 4 C, ovaire central à quatre stigmates (Pl. IX, fig. V) ;
5 S + 4 E + 5 C, au milieu des quatre étamines, s'est formé un ovaire portant cinq stigmates dont trois plus développés et deux plus petits (Pl. IX, fig. VI et fig. 10, VI) ;
4 S + 4 E + (?) C, au milieu des quatre étamines, organe complexe avec une partie centrale (ovaire ?) portant *4 paires* de stigmates dont une peu développée (Pl. IX, fig. VII).

Enfin, il peut même se produire des fasciations de fleurs qui, se surajoutant aux transformations ou proliférations possibles d'organes, peuvent compliquer à l'infini la structure des fleurs mâles.

Fleurs anormales de Houblon japonais. — Les fleurs anormales de Houblon japonais se sont toujours montrées moins compliquées que celles de Chanvre ; le nombre des stigmates y est toujours resté faible et le nombre total des pièces florales au plus égal à celui des fleurs mâles régulières.

Voici la constitution de quelques-unes de ces fleurs :

5 S + 3 E + 2 C, les cinq sépales sont soudés entre eux ; entre les deux étamines supérieures se trouvent deux renflements ovariens soudés à ces deux étamines, d'entre lesquels part un long stigmate.
5 S + 3 E + 1 C, sur le filet d'une étamine se détache un organe formé d'un renflement ovarien surmonté d'un stigmate.
4 S + 2 E + 3 C, deux des sépales sont soudés, au centre se trouve un organe à trois stigmates soudé à une étamine (fig. 10, VIII).
4 S + 2 E + 3 C, comme le précédent, mais l'organe central est libre.

(1) Pour la commodité de l'exposition j'ai compté comme nombre de carpelles (C) le nombre des stigmates indépendants des étamines, sans d'ailleurs attacher d'autre importance à cette convention, plusieurs stigmates pouvant, dans certains cas, correspondre au même carpelle.

4S+4E+1C, deux étamines sont normales ; les deux autres, dont l'une est de taille réduite, sont soudées à un renflement ovarien central et surmonté d'un stigmate (fig. 10, VII).
4S+2E+2C, deux des sépales sont soudés, une étamine est libre, une autre est soudée à un organe central à deux stigmates.
4S+2E+2C, même type que précédemment, mais l'étamine libre est réduite à une pièce foliacée.
4S+2E+2C, une seule étamine libre et un organe central à deux stigmates.
3S+2E+2C, deux étamines libres et un organe central à deux stigmates (fig 10, IX).
3S+2E+2C, même type de fleur, mais une des étamines est foliacée.
2S+1E+2C, une étamine à côté d'un ovule régulier.
5S+5C, fleur curieuse observée une seule fois sur C_6 (1912), formée par la soudure des cinq étamines transformées en carpelles et surmontées chacune d'un stigmate (Pl. IX, fig. IX).
2S+3C, fleur femelle à trois stigmates.
2S+2C, fleur femelle normale (Pl. IX, fig. VIII).

Finalement, comment doit-on interpréter toutes ces fleurs, celles de Chanvre comme celles de Houblon japonais?

La présence d'étamines portant des stigmates montre que les pièces florales anormales peuvent provenir de transformations d'étamines.

La présence d'organes centraux très complexes, comme ceux de certaines fleurs de Chanvre, ne s'explique que par la prolifération centrale de la fleur.

Il est donc certain que la transformation des fleurs peut se faire aussi bien par des substitutions aux dépens d'organes préexistants que par la superposition de nouveaux organes; et même lorsque le nombre total des pièces florales n'est pas plus élevé que le nombre normal des pièces florales des fleurs mâles, il est difficile de dire si les ovaires qui se forment au centre de la fleur et sur lesquels on ne trouve pas trace de structure staminale, proviennent de substitution ou de superposition d'organes. Il me paraît surtout impossible de tirer de la constitution des fleurs anormales aucune conclusion relative à la structure primordiale des fleurs de Houblon japonais ou de Chanvre.

Étude histologique. — J'étudierai successivement :

1° Les modifications dans la structure des étamines et des sacs polliniques.

2° La structure des organes femelles et en particulier des ovaires qui apparaissent dans les fleurs mâles.

3° Les modifications de structure des fleurs femelles apparues sur les pieds femelles dans les mêmes conditions de culture que les fleurs anormales sur les pieds mâles,

1° *Modifications des étamines.* — Chez les deux plantes étudiées, l'évolution des cellules mères des grains de pollen se fait normalement, et dans les divisions réductionnelles apparaît le nombre normal de chromosomes. Mais on peut constater une prolifération anormale des cellules nourricières; au lieu d'une seule couche de cellules on trouve par places deux ou même plusieurs couches; les cellules elles-mêmes augmentent de taille et peuvent faire hernie à l'intérieur du sac pollinique; elles acquièrent plusieurs noyaux; il arrive parfois aussi qu'elles se vacuolisent et que les noyaux apparaissent isolés au milieu de la cellule agrandie et vide (fig. 11).

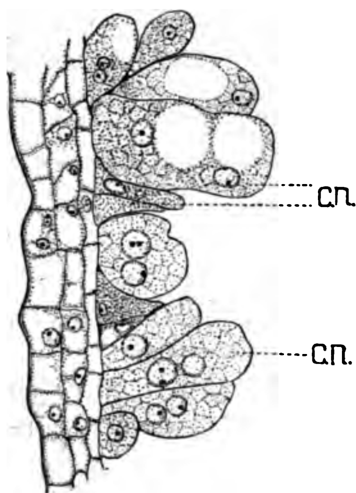


Fig. 11. — Aspect des cellules nourricières (*cn.*) dans la fleur mâle anormale de Chanvre. Gr. : 500.

2° *Structure des organes femelles.* — Les étamines qui portent des stigmates sont le plus souvent dissociées et les sacs polliniques individualisés par le développement des tissus du connectif. Les stigmates n'apparaissent eux-mêmes que comme un bourgeonnement de ces mêmes tissus; ils se terminent par de grosses cellules allongées tout à fait analogues aux cellules des papilles stigmatiques.

Les stigmates sont insérés parfois sur le filet de l'étamine et ont alors la structure d'un carpelle complet isolé et ouvert, avec une partie foliacée à la base et un stigmate au sommet. La partie foliacée présente un épiderme interne à grandes cellules allongées normalement à la surface comme dans les fleurs femelles (Voir Briosi et Tognini, 1894).

On retrouve parfois au sommet du carpelle et à la base du stigmate un reste de sac pollinique qui semble avoir

été entraîné par la prolifération des cellules du connectif.

Les ovaires d'apparence complète sont formés par l'accolement de deux de ces carpelles plus ou moins soudés à la base des stigmates, où l'on retrouve aussi parfois des rudiments de sacs polliniques.

Ces ovaires ne sont souvent que des sacs complètement stériles où ne se forment que des ébauches d'ovules disposées sur l'un des carpelles en un point quelconque à la base comme au sommet.

De même que la constitution florale, la structure des ovaires anormaux varie avec chaque fleur; mais on peut dire que, dans tous les cas, cette structure apparaît comme un stade de la transformation progressive des ovaires incomplets et irréguliers en ovaires normaux et fécondables.

Dans les fleurs anormales de Houblon japonais, on n'observe jamais que deux carpelles qui proviennent assez nettement de la métamorphose plus ou moins complète de deux étamines. Les principales formes qu'affectent les ovaires dans ces fleurs sont les suivantes :

Carpelles simplement rapprochés mais non soudés; une ébauche d'ovule disposée à la base comme dans le cas signalé plus haut (chap. II, fig. 6) ou au sommet d'un carpelle comme dans les ovaires réguliers : ovules constitués simplement par une masse de parenchyme indifférencié.

Différenciation d'un sac embryonnaire rudimentaire avec des noyaux en nombre variable (1).

Différenciation des téguments de l'ovule dans un ovaire ouvert ou non.

Soudure complète des deux carpelles, courbure plus ou moins accentuée de l'embryon et fermeture du micropyle.

Il peut arriver que même sur des ovules parfaitement constitués on trouve encore à la base des stigmates des ébauches de sacs polliniques ; j'ai même pu observer sur C_{11} (1912) une graine mûre surmontée et comme coiffée par un fragment d'étamine.

(1) Il est difficile de se rendre compte de la constitution définitive de ces sacs embryonnaires, car il est impossible de connaître le degré de maturation de l'ovule au moment où les fleurs ont été récoltées et fixées.

Chez le Chanvre, la constitution des ovaires anormaux est plus complexe et plus variée. On rencontre des ovaires formés comme chez le Houblon japonais par la métamorphose de deux étamines, mais les organes complexes que nous avons signalés apparaissent comme une prolifération centrale, en continuité directe avec l'axe de la fleur (fig. 12).

Ces organes sont constitués par plusieurs carpelles qui rare-

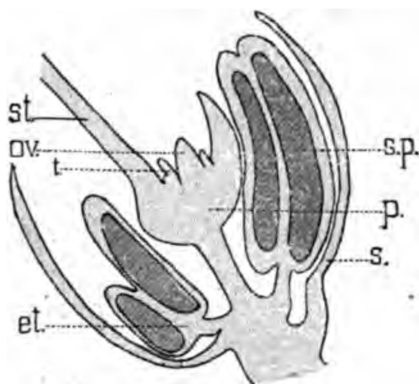


Fig. 12. — Fleur anormale de chanvre formée sur un pied mâle (Coupe suivant l'axe de la fleur) : *s.*, sépales; *ét.*, étamines; *sp.*, sacs polliniques ; *p.*, pistil central : *ov.*, ovule rudimentaire et nu ; *t.*, téguments de cet ovule; *st.*, stigmates. Gr. : 30.

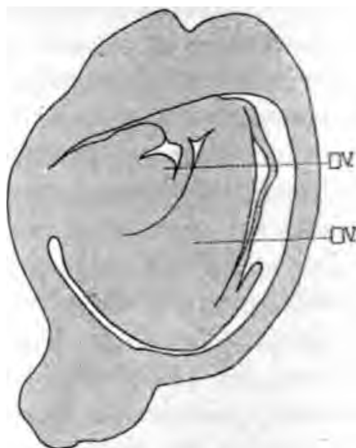


Fig. 13. — Ovaire anormal de chanvre formé sur un pied mâle (Coupe de l'ovaire de la figure 11, planche V) : *ov.*, ovules abortifs. Gr. : 60.

ment sont complètement soudés et souvent laissent subsister entre eux une ouverture centrale (voir pl. IX, fig. VI). Des ovules, le plus souvent très rudimentaires, peuvent se développer à l'intérieur du sac formé par les carpelles (fig. 13); dans chaque ovaire, l'un des rudiments d'ovules se différencie parfois plus que les autres et l'on retrouve alors tous les stades de différenciation que j'ai déjà signalés pour le Houblon japonais; toutefois, je n'ai jamais observé sur les fleurs mâles de Chanvre d'ovules parfaitement conformés.

3° *Modifications des fleurs femelles.* — L'étude des fleurs femelles formées sur les individus femelles des floraisons progénétiques donne lieu aussi, chez le Houblon japonais, à quelques remarques intéressantes. Les premières fleurs

apparues présentent en effet très fréquemment des caractères archaïques du même ordre que ceux des ovules peu différenciés des pieds mâles.

On observe par exemple fréquemment des ovules à trois stigmates comme ceux de certaines fleurs mâles anormales, cette particularité provenant simplement de ce que le stigmate de l'un des carpelles est bifurqué.

De même on retrouve souvent les carpelles accolés mais incomplètement soudés, l'ovule dressé et attaché à la base du carpelle au lieu d'être pendant au sommet du carpelle.

Enfin j'ai rencontré assez fréquemment une structure d'ovule (fig. 14) analogue à celle figurée plus haut (fig. 6) qui est apparue sur un pied mâle : les téguments de l'ovule, mal différenciés, ne recouvrent pas le nucelle qui s'insinue entre le sommet des deux carpelles incomplètement soudés.

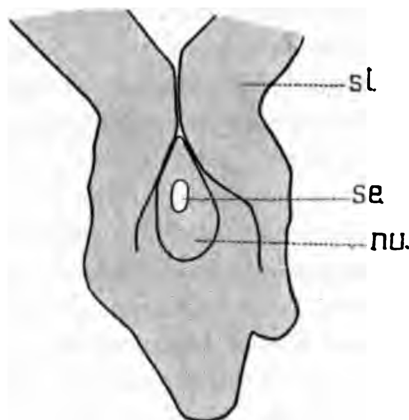


Fig. 14. — Coupe d'une fleur ♀ anormale de H. japonais prise dans une inflorescence progénétique : *st.*, stigmates ; *nu.*, nucelle ; *s.*, sac embryonnaire. Gr. : 60.

Pour terminer, je signalerai un cas assez curieux observé aussi dans les floraisons précoces : c'est la présence dans un même ovaire de deux ovules dépendant chacun d'un carpelle, mais qui, gênés mutuellement l'un par l'autre dans leur développement, sont tous deux plus ou moins avortés.

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

L'étude de la floraison et des conditions d'apparition des fleurs du Houblon conduit à deux sortes de conclusions :

1° Des conclusions morphologiques relatives à la constitution des inflorescences et des fleurs ;

2° Des conclusions biologiques relatives aux conditions par lesquelles on peut influer sur la floraison et à la nature des modifications sexuelles qu'on peut provoquer.

I. *Conclusions morphologiques.* — *a*) Les fleurs mâles et les fleurs femelles se forment sur des individus différents qui ont toutefois la même constitution cytologique apparente; elles sont groupées en inflorescences très différenciées, surtout dans l'espèce vivace *H. Lupulus*.

b) Les fleurs de sexes différents sont rarement réunies sur le même individu; dans les divers exemples déjà connus, comme dans ceux que j'ai étudiés, la monœcie n'est le plus souvent qu'apparente et la diœcie persiste par suite de l'absence des gamètes dans les fleurs de l'un ou l'autre sexe.

c) Lorsque les deux sortes de fleurs, fertiles ou non, sont réunies sur la même plante, les fleurs femelles apparaissent toujours aux extrémités des grappes ou des rameaux mâles et tendent à se grouper en chatons semblables aux inflorescences normales (Early Prolific, B_3, B_{21}, formes monoïques des cultures de *H. japonicus* faites en hiver ou en automne). *Cette forme d'inflorescence, grappe de fleurs mâles terminée par des chatons femelles, apparaît comme une forme d'équilibre pour les espèces du genre Humulus.*

d) Les fleurs mâles peuvent aussi se transformer et devenir hermaphrodites ; cette transformation peut se faire soit par superposition aux fleurs à cinq étamines d'un ovaire central à deux ou plusieurs stigmates (fleurs mâles d'Early Prolific, Chanvre), soit par substitution de carpelles aux pièces staminales (fleurs anormales du Houblon japonais).

II. *Conclusions biologiques.* — *a*) Il est possible de modifier les conditions de floraison et la répartition des sexes sur les espèces du genre *Humulus* et surtout dans l'espèce *H. japonicus*, en modifiant les facteurs physiques, particulièrement la lumière et l'humidité de l'air.

b) *La diminution de la durée de l'éclairement quotidien*, réalisée soit artificiellement sur des cultures d'été, soit par des cultures en hiver où les journées sont courtes, *provoque régulièrement des*

floraisons progénétiques, c'est-à-dire l'apparition de fleurs dès le deuxième nœud sur des plantes dont le développement continue.

Ces phénomènes se manifestent dans des conditions qui favorisent l'intensité respiratoire et diminuent l'activité assimilatrice et qui par suite doivent se traduire par une destruction graduelle des réserves de la jeune plante.

c) La diminution de la lumière jointe à l'augmentation du degré hygrométrique de l'air et *l'ensemble des circonstances qui concourent à ralentir dans des proportions notables la transpiration des plantes provoquent l'apparition d'organes ou de fleurs femelles sur les pieds mâles de l'espèce* H. japonicus, et la plupart des mâles, sinon tous, sont susceptibles de se transformer de cette façon.

Les circonstances qui provoquent la formation des fleurs anormales sur des pieds mâles tendent aussi à abaisser la pression osmotique des plantes en expérience. D'ailleurs, en tenant compte des données récentes de Sprecher pour le Chanvre, il est très intéressant de noter que le caractère femelle sur les plantes mâles s'accentue quand la pression osmotique tend à s'abaisser (formes monoïques du Houblon commun, rameaux axillaires des cultures anormales de Houblon japonais) et le caractère mâle se manifeste sur certains pieds femelles quand la pression osmotique s'élève (époque de la maturation des fruits chez Early Prolific, chez le pied monoïque de Houblon japonais de Bourg-la-Reine). *Les variations sexuelles semblent dépendre des variations de la pression osmotique.*

d) L'importance des anomalies produites dans les conditions précédentes sur les différents pieds mâles de *H. japonicus* révèle l'existence de deux catégories de mâles. Chez les uns, les anomalies provoquées restent toujours superficielles et n'affectent pas la sexualité : *d'autres au contraire*, dont la proportion est relativement faible, *peuvent évoluer en plantes monoïques portant des gamètes mâles et femelles, ou même en plantes femelles.*

e) Même chez les plantes dont le sexe primitif semble avoir été le plus complètement transformé, il est rare que le sexe initial disparaisse complètement; en tout cas la transformation n'est pas définitive et le sexe initial réapparaît si on peut

replacer les plantes dans les conditions normales de végétation. En conformité avec les conceptions récemment exposées par M. Caullery (1913), les facteurs externes ont ici sur le déterminisme du sexe une influence manifeste, mais néanmoins restreinte, et la constitution particulière de chaque œuf reste le facteur prépondérant.

DEUXIÈME PARTIE

DÉVELOPPEMENT DE L'EMBRYON

CHAPITRE IV

FÉCONDATION ET PARTHÉNOGENÈSE

La question de la formation du fruit chez les Cannabinées, chez le Chanvre comme le Houblon, est depuis longtemps un sujet de discussion pour les botanistes. La séparation des sexes permet un isolement facile, quoique plus ou moins rigoureux, des plantes femelles, et différents auteurs ont été conduits, par des expériences imprécises ou de vagues observations, à admettre que les graines de ces plantes se forment sans fécondation préalable.

Cette hypothèse à été formulée pour la première fois par Spallanzani (1780), qui, dans des conditions d'isolement assez précises, vit se former des graines sur des pieds femelles de Chanvre. Pour le Houblon, l'hypothèse de la parthénogenèse était fondée surtout sur l'observation des cônes récoltés dans les plantations d'où les pieds mâles sont prohibés; on sait, par exemple, qu'en Allemagne et dans l'Est de la France, les planteurs éloignent avec soin tous les pieds mâles de leurs plantations, et néanmoins il est rare que les cônes récoltés dans ces régions ne renferment pas de graines, en quantité variable d'ailleurs.

Une observation plus précise de Kerner (1876) conduit cet auteur aux mêmes conclusions; il a observé, dans la vallée tyrolienne de Gnistch, des pieds de Houblon qui, d'après lui, étaient assez éloignés de tout pied mâle pour n'être sûrement pas fécondés et qui, néanmoins, fournissaient chaque année des graines en grande quantité.

L'hypothèse de la parthénogenèse du Chanvre fut combattue par divers auteurs, notamment Regel (1859), Gasparrini (1862), Strasburger (1900), qui sur des plantes rigoureusement isolées n'obtinrent jamais de graines.

C'est Zinger (1898) qui le premier a étudié avec précision et démontré avec certitude la possibilité de la fécondation chez les diverses espèces de la famille des Cannabinées. Soit sur des ovules entiers éclaircis par l'eau de Javelle, soit sur des coupes en séries, il a retrouvé le trajet du tube pollinique depuis les papilles des stigmates jusqu'au sac embryonnaire. Le tube pollinique doit toujours se creuser un chemin à travers les tissus de l'ovaire; il arrive ainsi jusqu'au point où devrait se trouver le micropyle et traverse encore les tissus qui recouvrent le sommet du nucelle; le tube pollinique forme en ce point une série de diverticules boursouflés et finalement détache un tube plus fin qui pénètre jusqu'au sac embryonnaire.

Ces observations, confirmées depuis par les recherches de Modilewsky (1908), démontrèrent que la parthénogenèse ne pouvait être la règle pour la formation des graines de Chanvre ou de Houblon; mais elles n'en excluaient pas la possibilité, et certains auteurs continuent à admettre cette possibilité. Ainsi Kirchner (1905), sans d'ailleurs invoquer d'observations personnelles, l'admet éventuellement pour le Chanvre et le Houblon, et Wettstein (1907) la considère comme vraisemblable pour le Houblon.

Le premier auteur qui ait fait une étude critique précise de la question fut Braungart (1901). Cet auteur, qui a observé le Houblon pendant une vingtaine d'années, ne croit pas à la possibilité de la formation des graines sans fécondation et voici les principaux arguments qu'il invoque.

Dans le jardin de Weihenstephan sont rassemblées soixante sortes de Houblon dont la floraison s'étage depuis la mi-juin jusqu'en août; les plantes mâles qui croissent spontanément aux environs commencent à fleurir au début de juillet, mais elles n'émettent du pollen en abondance que vers le 1er août. Braungart a constaté que les plantes qui fleurissent avant la mi-juillet ont peu ou pas de graines, alors que celles qui ne fleurissent que dans la seconde moitié de juillet ou à la fin d'août ont au contraire des graines en abondance; le nombre de graines dans les cônes varie comme la quantité de pollen mis en liberté par les plantes mâles.

Braungart compare aussi les Houblons des différentes régions

du district de Saaz. Le Houblon de Saaz est très précoce ; celui qu'on récolte aux environs de la ville (Saazer Gebiet), région chaude, fertile et bien arrosée, n'a en poids que de 0,1 à 0,75 p. 100 de graines; celui qui pousse dans des régions un peu plus élevées (Saazer Bezirkgebiet), n'est récolté que 8 ou 10 jours plus tard et fleurit par suite plus tardivement, a de 1 à 1,5 p. 100 de graines; celui qui pousse dans des régions encore plus élevées et plus froides (Saazer Kreisgebiet), en retard de quinze jours à trois semaines sur les premiers, a de 2 à 3 p. 100 de graines; enfin parmi les Houblons des environs immédiats de la ville, ceux qui poussent dans les endroits marécageux et, se développant plus lentement, fleurissent plus tard, ont 6 à 8 p. 100 de graines. Le pourcentage des graines est d'autant plus élevé que l'époque de floraison des pieds femelles est plus rapprochée de l'époque moyenne de floraison des pieds mâles.

Braungart compare encore le pourcentage des graines des diverses sortes de Weihenstephan pendant plusieurs années et montre qu'il peut être influencé par les conditions favorables ou non à la fécondation.

En 1886, par exemple, une période de forte chaleur en juillet provoque une floraison précoce des mâles, alors que les pieds femelles cultivés ont été retardés par un printemps défavorable ; d'où une augmentation du pourcentage des graines.

En 1887, au contraire les mâles sont tardifs, les variétés précoces et moyennes n'ont pas de graines, seules les tardives en ont en abondance.

D'après cet auteur, toutes les graines qu'on trouve dans les cônes, même dans les régions où l'on élimine avec soin les pieds mâles, sont formées par fécondation, le pollen pouvant être transporté par le vent à de très grandes distances.

Salmon et Amos (1908) sont arrivés aux mêmes conclusions par des observations faites sur des sortes anglaises. Ils ont constaté, dans des houblonnières où l'on cultive des pieds mâles, qu'on ne trouvait de graines qu'au voisinage immédiat de ces mâles et que les cônes récoltés dans les parties éloignées de ceux-ci en étaient totalement dépourvus.

Mais toutes ces observations sont en somme très imprécises; les judicieuses remarques de Braungart tendent seulement à

prouver que l'hypothèse de la parthénogenèse n'est pas nécessaire, mais elles n'en démontrent pas l'inexactitude. A ma connaissance, il n'a été fait jusqu'ici aucune expérience d'isolement, aucune tentative sérieuse pour s'assurer de la virginité des fleurs femelles productrices de graines.

Au début de mes recherches, une série d'observations analogues à celles de Kerner m'avaient fait partager son opinion au sujet de la parthénogenèse (1910).

J'avais observé depuis longtemps en Bourgogne, à Chaignay (Côte-d'Or), des plantations de Houblon où les cônes récoltés chaque année contenaient des graines en quantité assez appréciable. Or je n'avais jamais rencontré de pieds mâles sur toute l'étendue du territoire communal, que je connaissais dans ses moindres détails; je pouvais affirmer l'absence des mâles dans un rayon d'au moins 5 kilomètres. De plus, dans les plantations, vigoureuses et très touffues, on pouvait admettre que les individus placés au centre étaient protégés dans une certaine mesure contre l'apport d'un pollen par le vent ; néanmoins la proportion des graines ne variait guère d'un point à l'autre des plantations.

Une observation du même ordre fut faite dans une clairière du parc du laboratoire de chimie végétale à Bellevue. Je cultivais là en 1910 une dizaine de pieds de Houblon de Bourgogne et un pied de Houblon de Auscha. La clairière était bordée de beaux arbres très élevés et je l'avais explorée avec soin pour m'assurer de l'absence de Houblon mâle à son intérieur.

Or, malgré la protection des arbres, j'ai récolté en 1910 des graines sur tous les pieds, en abondance sur les Houblons de Bourgogne, en quantité plus faible sur le Houblon de Auscha.

A partir de 1911, je me procurai des boutures de différentes sortes de Houblons anglais ou allemands ainsi que des graines de Houblon sauvage de provenances diverses, mais la plupart de ces matériaux ne furent guère utilisables qu'en 1912 et même en 1913. D'ailleurs l'année 1911 fut tout à fait défavorable pour la culture du Houblon ; les grandes chaleurs des mois de juillet et d'août furent néfastes à la floraison et à la formation des cônes, et cette année-là fut perdue pour l'étude que je me proposais de faire.

A partir de 1912 j'étudiai le problème de la parthénogenèse chez le Houblon par trois méthodes :

1° J'observai les variations de la proportion des graines dans les cônes avec les races de Houblon, les conditions de culture et de floraison.

2° J'observai le développement de fleurs femelles rigoureusement protégées contre l'apport de pollen.

3° Je fis une étude histologique des ovules isolés.

VARIATIONS DU POURCENTAGE DES GRAINES.

Les observations de 1912 ont porté sur un lot de 30 pieds cultivés à Bellevue et comprenant :

a. 4 pieds de Houblon issus de graines récoltées en Bourgogne;
b. 5 — — de Bourgogne provenant de boutures;
c. 2 — provenant de graines récoltées sur un des pieds *a*;
d. 2 — de Houblon de Bourgogne, forme à feuillage foncé;
e. 2 — — — — précoce;
f. 2 — — de Lorraine, boutures de la forme précoce;
g. 2 — — — — — tardive;
h. 1 — — de Auscha issu de graines;
i. 2 — — boutures de la forme anglaise « Early Bird »;
j. 3 — — — — « Brambling »;
k. 3 — — — — « Fuggle Golding »;
l. 3 — — — — « Farnham White Bine »;
m. 2 — provenant de graines récoltées sur des Houblons sauvages.

La floraison s'est faite simultanément vers le 20 juillet sur la plupart des pieds, sauf sur la forme anglaise « Fuggle Golding » et les formes précoces de Lorraine et de Bourgogne qui ont fleuri plus tôt, et sur les Houblons sauvages qui ont fleuri plus tard.

Ces mêmes pieds de Houblon ont été aussi cultivés et observés en 1913, mais la floraison fut moins régulière.

Les tableaux V et VI indiquent respectivement, pour chacune des années 1912 et 1913, le nombre et le poids sec des cônes récoltés sur chaque pied, ainsi que le nombre des graines que renfermaient ces cônes; de plus le tableau VI indique approximativement l'époque et la durée de la floraison de chacun des pieds en expérience en 1913.

TABLEAU V (1912).

	NOMBRE de cônes.	POIDS SEC TOTAL	POIDS SEC p. 100.	NOMBRE TOTAL de graines.	NOMBRE de graines p. 100.
a1	560	47	8,4	590	105
a2	330	27	8,2	358	108
a3	N'a pas fleuri.				
a4	1840	157	8,5	1940	105
b1	Récolte insignifiante.				
b2	210	17	8,1	210	100
b3	260	24	9	386	148
b4	170	14	8,3	171	100
b5	305	20	6,5	313	102
c1	305	20	6,5	326	105
c2	174	22	12	160	92
d1	33	3,2	9,7	31	94
d2	83	6,4	7,7	3	4
e1	75	4	5,3	3	4
e2	N'a pas poussé.				
f1	120	9,2	7,6	4	3
f2	205	25	12,6	68	34
g1	Récolte insignifiante.				
g2	60	3	5	25	41
k1	210	18	8,6	23	11
k2	Récolte insignifiante.				
k3	475	37	7,8	68	14
i1	97	6	6,2	75	75
i2	40	2	5	23	57
j1	N'a pas poussé.				
j2	180	2	5	33	18
j3	N'a pas poussé.				
l1	400	25	6,4	225	56
l2	300	16	5,3	7	2
l3	125	6,5	5,2	55	44
m1	140	9,5	6,7	165	118
m2	110	8	7,3	110	100

En 1913, les plantes suivantes ont été cultivées et ont fleuri à Bourg-la-Reine :

1° *Boutures* :

2 pieds de Houblon de Lorraine, forme précoce;
2 — — — — tardive;
9 — — d'Alsace provenant de Benfeld (Haut-Rhin);
7 — — — — Pfaffenhofen (Bas-Rhin);
2 — — de Auscha (boutures de 1912);
2 — — de Hersbrücker var. tardive;
4 — de la forme anglaise « Early Bird »;
4 — — — « Brambling »;
4 — — — « Fuggle Golding »;
4 — — — « Farnham White Bine ».

TABLEAU VI (1913).

	DURÉE DE FLORAISON.	DATE de la floraison générale.	NOMBRE de cônes.	POIDS SEC. TOTAL	POIDS SEC p. 100.	NOMBRE TOTAL de graines.	NOMBRE de graines p. 100.
a1	25 juillet-5 août.	25 juill.	1035	72	6,9	155	15
a2	N'a pas poussé.						
a3	15 juillet-10 août.	25 juill.	535	53	10	139	25
a4	1er 20 août.	8 août.	1100	84	7,6	340	31
b1	N'a pas poussé.						
b2	25 juillet-15 août.	8 août.	73	6,5	9,3	20	27
b3	25 juillet-10 août.	30 juill.	202	16	8	38	19
b4	20 juillet-5 août.	30 juill.	125	8,8	7	24	19
b5	20 juillet-15 août.	5 août.	529	44,5	8,4	260	49
c1	25 juillet-10 août.	5 août.	207	14	7	17	8
c2	5-25 juillet.	18 juill.	125	10,7	8	15	12
d1	10-30 juillet.	15 juill.	12	1,2	10	0	0
d2	15-30 juillet.	20 juill.	103	9	9	1	1
e1	5-20 juillet.	10 juill.	18	1,9	10	0	0
e2	20 juillet-5 août.	30 juill.	32	2,5	7,8	0	0
f1	20 juillet-5 août.	25 juill.	56	5	8,9	0	0
f2	15-30 juillet.	20 juill.	260	24	9,2	33	13
g1	20 juillet-5 août.	30 juill.	65	6	9,2	0	0
g2	5-20 juillet.	10 juill.	116	12	10	0	0
h	2 fl. { 20 juillet-5 août. 1er-20 août.	25 juill. 10 août.	230	14	6	35	20
i1	30 juillet-15 août.	8 août.	121	7,5	6,2	19	15
i2	N'a pas fleuri.						
j1	N'a pas poussé.						
j2	N'a pas poussé.						
j3	15-30 juillet.	20 juill.	342	23	6,7	4	1
k1	10-30 juillet.	20 juill.	156	14	8,9	5	3
k2	25 juillet-10 août.	30 juill.	34	2,8	8,2	24	8
k3	2 fl. { 25 juillet-10 août. 15-30 juillet.	20 juill. 30 juill.	76 41	6,2 3,4	8,1 8,3	2 9	1 22
l1	25 juillet-10 août.	30 juill.	340	20	7,6	39	11
l2	25 juillet-10 août.	30 juill.	175	8	4,5	1	
l3	25 juillet-10 août.	30 juill.	74	4,2	5,6	5	7
m1	1er-20 août.	8 août.	251	18,5	7,4	73	29
m2	Coupé par accident au moment de la floraison.						
m3	1er-20 août.	8 août.	54	3,5	6,5	17	31

2° *Pieds provenant de semis* :

Bo. 3 pieds issus de graines récoltées en Bourgogne ;

Bf. 6 — — — — sur la forme à feuillage foncé ;

BB. 7 pieds récoltés à Bellevue sur les pieds *a* (semis de 1910) ;

Bb. 12 — — — — (— 1911) ;

Sa. 4 — issus de graines de Houblon sauvage (graines de Vilmorin, semis de 1910) ;

Sb. 3 pieds issus de graines de Houblon sauvage recueillis par moi (semis de 1911) ;

6 pieds issus de graines du jardin botanique de Francfort ;

4 — — — — Budapest ;

3 pieds issus de graines du Jardin botanique de Kolosswar;
1 — — — — Brunswick;
1 — — — — Zurich.

J'avais là un matériel très varié sur lequel je comptais faire de nombreuses observations. Malheureusement la végétation fut troublée et la floraison entravée par des accidents dus aux circonstances atmosphériques.

Ce fut surtout une invasion de pucerons au début de juillet, avant l'apparition des fleurs, et une autre fin juillet, pendant la floraison; le mois de juillet, humide et froid, a d'ailleurs été très défavorable à la formation des fleurs et des cônes. Beaucoup de pieds n'ont pas fleuri ou n'ont pas fructifié, par exemple les 2 pieds de Lorraine précoce, les 2 pieds de Hersbrücker, 5 pieds de Benfeld, etc. Dans le tableau VII, relatif aux cultures de Bourg-la-Reine, je n'ai pas indiqué la durée de la floraison, par trop imprécise; j'ai seulement noté l'époque où les fleurs femelles semblaient le plus aptes à être fécondées.

Les trois tableaux V, VI et VII peuvent être étudiés à différents point de vue qui tous peuvent nous éclairer sur le problème de la parthénogenèse; nous allons voir que tous les faits observés s'expliquent sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir cette hypothèse; nous sommes donc conduits aux mêmes conclusions que Braungart, mais avec des observations faites dans des conditions plus précises que les siennes et plus comparables entre elles.

1° *Comparaison des pourcentages des graines dans les cônes récoltés en 1912 et en 1913.* — La comparaison des chiffres de la dernière colonne des tableaux V et VI relatifs aux cultures de Bellevue fait ressortir en 1913 une diminution très sensible du pourcentage des graines par rapport à 1912; ceci s'expliquerait aisément dans l'hypothèse de la parthénogenèse par une mauvaise nutrition des cônes; or le poids moyen des cônes n'accuse pas de différence appréciable.

Par exemple, pour le groupe très homogène des Houblons de Bourgogne (*a* et *b*), le pourcentage des graines tombe de 109 à 26 graines pour 100 cônes, tandis que le poids sec de 100 cônes reste 8gr,1.

Dans l'ensemble, le pourcentage des graines diminue de 66

Tableau VII.

	DATE de floraison.	NOMBRE de cônes.	POIDS SEC TOTAL.	POIDS SEC p. 100.	NOMBRE TOTAL de graines.	NOMBRE de graines p. 100.
1er Lorraine tardif	*22 juillet.*	548	40,5	7,4	**0**	**0**
2e — —	25 juillet.	242	17	7	17	7
1er Benfeld	5 août.	175	17	9,7	56	31
2e —	*22 juillet.*	715	50	7	**0**	**0**
6e —	*22 juillet.*	392	24	6	**2**	**0,5**
8e —	30 juillet.	145	9	6,2	15	10
1er Pfaffenhofen	30 juillet.	303	12	4	0	0
2e —	25 juillet.	628	40	6,4	2	0
3e —	30 juillet.	217	11	5	0	0
4e —	30 juillet.	343	15	4,5	2	1
5e —	30 juillet.	119	5	4	0	0
6e —	20 juillet.	394	26	6	1	0
7e —	30 juillet.	163	11	7	6	4
1er Auscha	*22 juillet.*	149	11	7,4	**4**	**3**
2e —	*22 juillet.*	47			**0**	**0**
2e Early Bird	5 août.	158	5,5	3,6	4	3
3e —	*22 juillet.*	1000	73	7,3	**0**	**0**
1er Brambling	30 juillet.	166	9	5,4	20	12
3e —	30 juillet.	70	5	7	0	0
4e —	30 juillet.	387	35	9	21	6
1er Fuggle Golding	*22 juillet.*	728	48	6,6	**57**	**8**
2e — —	*22 juillet*	298	9	3	**9**	**3**
3e — — (effeuillé).	*22 juillet.*	385	31	8	**0**	**0**
	5 août.	153	12	8	14	9
4e — —	*22 juillet.*	885	67	7,5	**17**	**2**
	5 août.	200	21	10	37	18
1er Farnham	30 juillet.	372	19	5,1	44	12
2e —	*22 juillet.*	257	15	6	**12**	**5**
3e —	5 août.	268	15,5	6	15	6
4e —	5 août.	76	4	5,3	4	5
1er Bo	5 août.	252	15,5	6	52	20
2e Bo	Fleuri en plus. fois.	230	15	6,5	22	10
2e Bf	30 juillet.	1500	100	6,6	10	1
3e Bf	5 août.	217	12	5,5	1	1
4e Bf	30 juillet.	2000	99	5	220	11
6e Bf	30 juillet.	925	51	5,5	112	12
1er BB	30 juillet.	860	62	7,2	96	11
2e BB	30 juillet.	710	43	6	27	4
3e BB	*22 juillet.*	226	19	8,4	**4**	**2**
4e BB	*22 juillet.*	718	35	4,9	**7**	**1**
5e BB	25 juillet.	537	38	7	22	4
1er Bb	30 juillet.	714	44	6,1	103	14
2e Bb	*22 juillet.*	1920	87	4,5	**60**	**3**
4e Bb	5 août.	1040	54	5,2	260	25
6e Bb	30 juillet.	615	36	6	46	8
7e Bb	30 juillet.	1150	67	5,7	120	13
8e Bb	30 juillet.	1194	70	5,9	40	3
9e Bb	5 août.	850	64	7,5	270	32
10e Bb	5 août.	240	17	7	0	0
12e Bb	10 août.	105	7	6,7	15	14

Tableau VII (*suite*).

	DATE de floraison.	NOMBRE TOTAL de cônes.	POIDS SEC.	POIDS SEC p. 100.	NOMBRE TOTAL de graines.	NOMBRE de graines p. 100.
1er Sa	10 août.	1175	68	5,8	155	13
2e Sa	10 août.	1200	92	7,7	125	10
4e Sa	10 août.	680	47	6,9	53	8
1er Sb	10 août.	850	61,5	7,2	260	30
2e Sb	10 août.	489	24	7,6	60	12
3e Sb	10 août.	750	55	7,3	203	27
Zurich	10 août.	419	32	7,6	152	36
Brunswick	5 août.	1340	64	4,8	200	15
1er Kolosswar	20 août.	347	21	6	0	0
2e —	20 août.	190	7,5	4	0	0
3e —	20 août.	123	6	5	0	0
1er Francfort	5 août.	344	27	7,8	104	30
2e —	30 juillet.	654	28,5	4,3	40	6
3e —	30 juillet.	877	53	6	30	3
4e —	30 juillet.	2450	138	5,6	124	5
5e —	30 juillet.	558	30	5,2	34	6
6e —	30 juillet.	104	6	6	17	16

à 13 alors que le poids sec varie de 6,9 à 7,2, c'est-à-dire tend à augmenter en 1913.

Or, si les cultures du parc de Bellevue ont peu souffert de l'invasion de pucerons que j'ai signalée plus haut, tous les pieds mâles sauvages que j'ai pu voir ont été endommagés ; la floraison, déjà très diminuée par les mauvaises conditions de température, s'en est trouvée encore réduite et la quantité de pollen transportée par le vent devait être beaucoup moins abondante en 1913 qu'en 1912 ; d'où la diminution observée dans le pourcentage de graines.

2° *Comparaison du pourcentage de graines dans les cônes récoltés sur des Houblons de différentes provenances.* — Les tableaux précédents, mais particulièrement les tableaux V et VI, font encore ressortir une assez grande homogénéité dans le pourcentage des graines des Houblons de même provenance, mais révèlent en revanche des écarts parfois considérables entre les individus de provenance différente. En 1912, par exemple, on trouve environ une graine par cône dans les Houblons de Bourgogne et une graine pour 10 cônes pour la sorte « Fuggle Golding ».

Ce fait pourrait s'expliquer par l'existence, chez les diverses variétés de Houblon, de tendances plus ou moins accentuées au développement parthénogénétique ; mais on peut se rendre compte que, dans la plupart des cas, les écarts observés sont dus à l'époque de floraison.

En 1912, toutes les sortes cultivées ont fleuri sensiblement à la même époque, sauf la forme précoce de Lorraine et la forme « Fuggle Golding », qui ont fleuri plus tôt et qui n'ont que peu de graines.

En 1913, à Bellevue, toutes les floraisons antérieures au

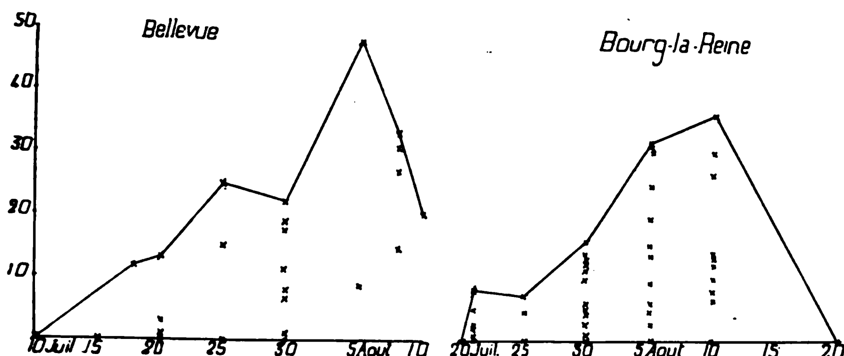


Fig. 15. — Pourcentage des graines de Houblon en 1913 suivant l'époque de floraison. En abscisses, les dates de floraison ; en ordonnées, les pourcentages de graines.

15 juillet ont donné des cônes dépourvus de graines ; seuls les cônes provenant de floraisons postérieures au 1er août ont eu plus de 25 graines pour 100 cônes. Si on fait une représentation graphique (fig. 15) en portant en abscisses les dates de floraison (du 5 juillet au 15 août), en ordonnées les pourcentages correspondant à chaque pied, on voit que la ligne brisée passant par les points maxima est ascendante du 10 au 30 juillet. Or la floraison des mâles n'a débuté que vers le 15 juillet pour atteindre son maximum au 30 juillet.

En opérant de même pour le tableau VII relatif à Bourg-la-Reine, on obtient une ligne ascendante du 20 juillet au 10 août, qui revient au zéro vers le 20 août, date à laquelle la floraison des mâles est terminée. Encore faut-il tenir compte ici du fait que ces cultures de Bourg-la-Reine ont beaucoup souffert de l'attaque des pucerons et que les résultats sont un peu faussés

par l'irrégularité de la floraison ; c'est ainsi que les plantes qui ont fleuri vers le 22 juillet ont toutes donné des cônes ayant moins de 5 graines pour 100, sauf le 1er « Fuggle Golding » qui a en a 8 p. 100. Or les 4 plantes de cette sorte ont eu deux floraisons récoltées séparément sur la deuxième et la quatrième plante ; la deuxième floraison du premier pied, trop peu importante pour être mise à part, a suffi néanmoins pour augmenter la proportion des graines.

Comparaison des pourcentages de graines dans les cônes récoltés sur les individus de même provenance. — Les conditions défavorables de 1913, qui ont agi surtout au début de la floraison, ont eu à mon point de vue l'avantage de faire apparaître des différences dans les récoltes des différents individus de même origine ; ces différences, qu'on ne peut guère expliquer par des propriétés spéciales à chaque individu, sont le plus souvent en rapport avec les conditions de floraison.

Pour la forme originaire de Benfeld, par exemple, les deux pieds qui ont fleuri vers le 22 juillet n'ont eu qu'un nombre insignifiant de graines, tandis que le pied qui a fleuri vers le 5 août en avait 31 p. 100. De même pour les lots BB et Bb.

On remarque même des différences analogues pour les deux floraisons apparues sur un même individu.

A Bellevue, par exemple, le 3e « Fuggle Golding » fleurit à deux reprises :

Le 20 juillet cette floraison donne 3 p. 100 de graines
30 — — — 24 — —

or les pieds nos 1 et 2 de la même variété ont aussi fleuri respectivement :

Le 1er. — Le 20 juillet avec 3 p. 100 de graines
Le 2e. — 30 — — 22 — —

A Bourg-la-Reine, les individus 2 et 4 de la même sorte accusent des différences analogues ; pour les deux floraisons du 22 juillet et du 5 août les pourcentages de graines passent respectivement de 0 à 8 et de 2 à 18.

En dehors des variations du pourcentage des graines dues aux variations de l'époque de floraison, il en existe d'autres dont il n'est pas toujours possible de préciser la cause ; toutefois,

dans un petit nombre de cas, il semble qu'on puisse les mettre en rapport avec des circonstances d'une importance parfois très minime.

C'est ainsi qu'en 1913, le pourcentage élevé du pied b5 s'explique par la position des cônes, qui se sont développés sur une tige dressée et portée à plusieurs mètres au-dessus du sol, alors que les autres pieds b2, b3, b4, avaient été couchés à environ $1^{m},70$ du sol pour la facilité de l'expérimentation.

Pour le pied a3, une partie des cônes se sont formés sur un tuteur dressé, l'autre sur un tuteur horizontal; la partie dressée avait 48 graines pour 100, alors que la partie couchée n'en avait que 9 p. 100. Or il n'est pas douteux que les fleurs situées à une petite distance du sol étaient plus protégées contre l'apport possible de pollen que les fleurs portées à une certaine hauteur,

Il est vraisemblable qu'en étudiant avec assez de précision les circonstances biologiques les plus infimes en apparence, on pourrait rendre compte de toutes les différences observées entre les plantes de même origine.

Dans l'hypothèse de la parthénogenèse, au contraire, ces différences ne pourraient s'expliquer que par une nutrition différente des cônes, ce qui se traduirait par une différence dans le poids des cônes mûrs et un parallélisme entre le poids sec et le pourcentage des graines; les tableaux précédents montrent que ces deux nombres varient rarement dans le même sens.

Une observation du même ordre fut faite cette année, en Bourgogne, sur des échantillons de cônes de précocité différente et récoltés dans deux houblonnières également éloignées de tout pied mâle. J'ai comparé des échantillons de Houblon précoce du pays, de la forme « Early Prolific », de Houblon tardif du pays et enfin d'une deuxième floraison de ce Houblon tardif survenue après la disparition des pucerons qui avaient troublé la première floraison.

Voici les chiffres trouvés pour ces divers échantillons classés d'après leur plus ou moins grande précocité, dans chaque lot provenant des Houblonnières A et B.

	Nombre de cônes.	Poids sec total.	Poids sec p. 100.	Nombre total de graines.	Nombre de graines p. 100.
	—	—	—	—	—
Précoce.............	309	32	11	1	0
Tardif...............	137	17	12	75	54
Précoce.............	353	37	10,5	0	0
Early Prolific........	557	47	8,4	36	7
Tardif (1re floraison)..	163	21,5	13	67	41
— 2e — ..	235	13	5,5	3	1

Le pourcentage des graines atteint ici son maximum pour les cônes du Houblon tardif dont la première floraison a dû coïncider avec la floraison des pieds mâles. La deuxième floraison des Houblons tardifs s'est produite après la floraison des mâles et celle des Houblons précoces avant : les cônes correspondants sont presque dépourvus de graines. Les fleurs de la forme « Early Prolific » ont apparu après les précoces et avant les tardifs : la quantité de graines dans les cônes est aussi intermédiaire.

On peut remarquer aussi que la quantité de graines est plus grande dans les Houblons tardifs du lot A que dans ceux du lot B, tandis que le poids moyen des cônes est plus faible; ceci s'explique par la plus grande fertilité du terrain B; les Houblons plus vigoureux donnent des cônes plus lourds, mais les tiges plus touffues protègent davantage les fleurs femelles contre l'apport du pollen par le vent.

Ces diverses observations concordent parfaitement avec celles de Braungart et montrent que la présence des graines dans les cônes récoltés sur des individus femelles grossièrement isolés s'explique beaucoup plus facilement en admettant que ces graines proviennent de fécondations à distance qu'en leur attribuant une origine parthénogénétique.

La parthénogenèse du Houblon apparaît dès lors comme improbable, mais non comme impossible. Il est nécessaire de voir comment se comportent des cônes rigoureusement isolés pendant la floraison.

Dans ce but, j'ai institué des expériences d'isolement dont je vais indiquer maintenant la marche et les résultats.

Isolement des fleurs femelles.

L'isolement des fleurs femelles de Houblon présente de plus

grandes difficultés que celui des fleurs femelles d'autres plantes dioïques. A cause de leur taille, il est très difficile, par exemple, d'isoler des plantes entières dans une serre, comme STRASBURGER (1909) l'a fait pour le Chanvre ou la Mercuriale.

J'ai cependant tenté de le faire à deux reprises et j'ai pu obtenir en serre la floraison et la fructification de plusieurs pieds de Houblon isolé.

Le premier essai fut fait en 1912, pendant l'été. J'obtins un petit nombre de chatons femelles (une centaine environ) qui ont mûri normalement. Je n'ai pas trouvé une seule graine sur les cônes, qui tous furent étudiés avec soin.

Le deuxième essai date de l'hiver 1912-1913. Les plantes, maintenues dans la serre à une température de 15-20°, ont fleuri au bout d'un mois de végétation (voir chap. I[er], p. 66) et ont donné à deux reprises une vingtaine de chatons qui se sont transformés en cônes. Ici l'isolement était parfait, le pollen de Houblon n'existant sûrement pas à cette époque. Pas une seule graine ne s'est développée.

Toutefois ce mode d'isolement présente le grave inconvénient de placer les plantes dans des conditions de végétation très défavorables, plus encore dans le deuxième essai que dans le premier. En fait, tous les cônes récoltés en serre étaient chétifs et même parfois se flétrissaient avant de mûrir; il se peut que la parthénogenèse soit possible, mais que néanmoins les mauvaises conditions aient pu nuire suffisamment à la nutrition du cône pour empêcher les ovules de se développer et d'évoluer en graines.

Il fallait expérimenter sur la plante se développant en plein air; j'ai cherché à isoler les rameaux femelles par des sacs en papier parcheminé.

Il est nécessaire d'opérer sur des plantes femelles déjà grossièrement isolées et éloignées de tout pied mâle, faute de quoi les insectes (forficules, pucerons, etc.), qui s'abritent dans les sacs isolants, pourraient devenir des agents de fécondation.

Les inflorescences femelles sont enfermées dans les sacs avant l'apparition des stigmates; à ce moment, l'ovule commence à peine à se différencier et la fécondation est impossible.

A l'intérieur des sacs, les stigmates apparaissent, s'allongent

et deviennent plus grands que ceux des fleurs non isolées ; peu à peu les cônes se forment, mais les stigmates protégés par les sacs restent intacts ; ils ne sont recouverts par les bractées du cône que lorsque celui-ci a atteint son complet développement ; il en résulte que l'isolement ne présente de garanties suffisantes que s'il est prolongé presque jusqu'à la maturité du cône.

C'est là une nouvelle difficulté, car dans les sacs en papier les échanges gazeux se font mal et, tout comme dans les cultures en serre, les cônes restent le plus souvent petits et chétifs ; de plus l'atmosphère des sacs est très favorable au développement des pucerons parasites qui détruisent les cônes à mesure qu'ils se forment.

En 1911, aucun isolement n'a donné de résultat, tous les rameaux ayant été grillés à l'intérieur des sacs par suite de la trop forte chaleur.

En 1912, les cônes isolés ont tous été envahis par les pucerons et un petit nombre seulement sont arrivés à maturité. Toutefois, ces derniers se sont toujours montrés dépourvus de graines, aussi bien ceux récoltés dans les cultures de Bellevue, que ceux des houblonnières de Chaignay. Mais l'objection soulevée à propos des isolements en serre subsiste, et le nombre des résultats est trop faible pour qu'on puisse en tirer une conclusion définitive.

En 1913, j'ai complété l'isolement par la suppression des stigmates de la façon suivante :

Comme précédemment, les fleurs sont isolées lorsque les inflorescences et les chatons femelles sont bien différenciés, mais avant l'apparition des stigmates. Je les laisse se développer dans l'enveloppe isolante jusqu'à complet épanouissement des stigmates. A ce moment les enveloppes sont ouvertes et les stigmates sont arrachés ; cette dernière opération est relativement facile lorsque les fleurs sont suffisamment avancées, les stigmates n'adhèrent alors plus que faiblement à l'ovaire et se détachent facilement à leur point d'insertion sur les carpelles. Avec un pinceau un peu dur ou une pointe mousse, on dépouille aisément chaque inflorescence de tous ses stigmates sans craindre de léser les ovaires.

Mais la floraison de toutes les fleurs d'un chaton ne se produit pas simultanément, les fleurs du sommet étant plus tardives

que les fleurs de la base. Aussi est-il nécessaire, après avoir enlevé les stigmates, de replacer les rameaux femelles dans les enveloppes pendant un laps de quelques jours, au bout duquel on enlève à nouveau les stigmates qui ont réapparu. De plus, pendant ce temps, les bractées de l'inflorescence s'appliquent étroitement les unes sur les autres, obstruant l'espace vide laissé au sommet de l'ovaire par l'arrachement des stigmates et par où le pollen pourrait à la rigueur pénétrer. Les enveloppes isolantes sont enlevées définitivement lorsqu'il est certain que toutes les fleurs sont complètement privées de leurs stigmates.

Pour assurer dans la mesure du possible les échanges gazeux des rameaux, les enveloppes sont constituées par des manches de papier parcheminé ouvertes aux deux extrémités et assez grandes pour ne pas gêner la croissance des rameaux. Les ouvertures sont fermées par de simples ligatures qui n'empêchent pas complètement la circulation de l'air, le pollen ne peut d'ailleurs pas pénétrer à l'intérieur des enveloppes par suite des nombreux plis que forme le papier aux ligatures; il ne faut pas oublier d'autre part que les isolements sont faits loin de tout pied mâle.

Lorsque la croissance des Houblons est normale, la durée de l'isolement ne dépasse pas huit ou dix jours, et cet isolement n'influe pas de façon sensible sur la nutrition des rameaux en expérience. Mais, si l'isolement a été fait un peu trop tôt, si de mauvaises conditions atmosphériques retardent la végétation et allongent le séjour dans les enveloppes, les fleurs peuvent encore en souffrir et les cônes rester chétifs par la suite.

D'autre part, si l'on enlève les stigmates trop tôt, alors que les ovaires sont encore trop jeunes, ceux-ci peuvent être déchirés; l'expérience est faussée et, de plus, il en résulte un traumatisme qui modifie et ralentit le développement du cône.

Pour obvier à ce double inconvénient, j'ai fait sur un certain nombre de plantes, l'enlèvement des stigmates à deux dates différentes sur deux rameaux comparables.

Enfin, pour me rendre compte de l'influence possible de la suppression des stigmates, je les enlevai aussi sur des chatons qui n'avaient pas été isolés au préalable.

Les résultats des diverses expériences sont résumés dans les

deux tableaux suivants, se rapportant respectivement aux cultures de Bourg-la-Reine et de Bellevue.

A côté du nombre de cônes privés de leurs stigmates dans chaque isolement, j'ai fait figurer le poids de ces cônes lorsque le lot est un peu important ; les colonnes 3 et 4 permettent de comparer le poids sec moyen des cônes isolés au poids sec moyen des cônes formés librement sur le même pied. Les deux dernières colonnes donnent comparativement le nombre de graines des cônes isolés et le nombre de graines p. 100 des cônes développés librement.

Tableau VIII.

(Isolements de Bourg-la-Reine.)

	NOMBRE de cônes estigmatés.	POIDS SEC TOTAL.	POIDS SEC p. 100.	POIDS SEC p. 100 normal.	NOMBRE de graines p. 100 normal.	NOMBRE de graines des cônes isolés.
2e Fuggle Golding	9				0	0
4e — —	10				2	0
1er Lorraine tardif	16	1,8	11	7,4	0	0
2e Farnham	22				5	0
3e Early Bird	10				0	0
2e Sa	19	1,9	10	7,7	10	0
4e Sa	42	2,8	6,6	6,9	8	0
6e Benfeld	7				0	0
2e Pfaffenhofen	23	1,7	7,4	6,4	0	0
4e Bf	5				11	0
6e Bf	7				12	0
5e BB	6				4	0
2e Bb	28				3	0
4e Bb	20				25	0
6e Bb	54	2,9	5,4	6	8	0
7e Bb	43	3,2	7,4	5,7	13	0
Brunswick	16				15	0
Kolosswar	13				0	0
4e Francfort	53	2,9	5,5	5,6	5	0
Total	403					0

TABLEAU IX.
(Isolements de Bellevue.)

		NOMBRE de cônes estigmatés.	POIDS SEC TOTAL.	POIDS SEC p. 100.	POIDS SEC p. 100 normal.	NOMBRE de graines p. 100.	NOMBRE de graines des cônes estigmatés.
a1	Estigmatés, non isolés.....	43	3,5	8	6,9	15	0
	— 8-8-13 isolés..	28	0,77	3	6,9	15	0
	— 28-7-13 — ..	45	2,2	5	6,9	15	0
a3	Estigmatés, isolés.........	21	1,1	5	10	25	0
a4	Estigmatés, non isolés. ...	16	1,4	8,7	7,6	31	0
	— 14-8-13 isolés..	10				31	0
	— 8-8-13 — ..	38	3,3	8,6	7,6	31	0
b3	Estigmatés, non isolés.....	10				19	0
	— isolés.........	17				19	0
b4	Estigmatés, non isolés.....	9				19	0
	— isolés.........	6				19	0
b5	Estigmatés, non isolés.....	40	3,1	7,7	8,4	49	16
	— isolés.........	28	2,3	8,2	8,4	49	0
c1	Isolés....................	35	2,5	7	6,7	8	0
c2	Non isolés................	6				12	0
	Isolés....................	6				12	0
d2	—	28	2,4	8,5	9	1	0
f2	—	80	7,1	9	9,2	13	0
h	Non isolés................	10				20	0
	Isolés....................	4				20	0
i1	—	6				15	0
j3	Non isolés................	8				1	0
	24-7-13 isolés............	11				1	0
	38-7-13 —	45	3,6	8	6,7	1	0
k1	Isolés....................	24				3	0
k3	Non isolés................	22				11	1
	Isolés....................	20				11	0
l1	—	4				0	0
l2	—	31	1,9	6,5	4,5	1	0
m1	—	11				29	0
m2	—	16				31	0
	Total. Isolés..........	514					0
	Total. Non isolés.......	164					17
	parmi lesquels 379 cônes isolés pèsent 27gr,2.						

Les expériences les plus complètes ont été faites à Bellevue. De la comparaison des cônes non isolés privés de leurs stigmates avec les cônes normaux on peut déduire qu'en général la suppression des stigmates n'influe pas de façon bien sensible sur le développement des cônes. Dans les trois cas (a1, a4, b5) pour lesquels des mesures ont été faites, le poids moyen des cônes privés de leurs stigmates est tantôt plus élevé (a1 et

a4), tantôt plus faible (b5) que le poids moyen des cônes développés dans les conditions normales.

L'influence nuisible de l'isolement en sac est parfois plus manifeste. Dans les deux expériences faites sur a1 par exemple, le poids moyen des cônes tombe de 6,9 à 3 et de 6,9 à 5.

Mais dans la plupart des cas les différences sont bien moins considérables, et les poids moyens des cônes privés de stigmates sont tantôt supérieurs, tantôt inférieurs au poids normal, ce qui tient plus à la position du rameau sur la tige qu'aux conditions particulières des expériences.

D'ailleurs, si l'on calcule le poids moyen de tous les cônes isolés et privés de stigmates à Bellevue, sans distinction de sortes, et le poids moyen de toutes ces sortes, on trouve 7,7 pour ce dernier, 7,2 pour les cônes isolés et 7,5 si l'on supprime les cas trop nettement défavorables des nombres donnés par a1 et imputables à un isolement trop prolongé.

On peut donc dire que, dans les conditions de l'expérience, ni l'isolement en sac, ni la destruction des stigmates n'influent de façon défavorable sur la nutrition et le développement des cônes.

Les résultats d'ensemble sont les suivants :

A Bellevue, sur *514 cônes isolés et privés de stigmates, répartis sur 19 individus et 22 expériences, je n'ai trouvé aucune graine.*

Pour les cônes non isolés, 8 expériences portant sur 122 cônes n'ont également donné que des résultats négatifs. Dans deux autres expériences (b5 et k3), où les stigmates ont été enlevés vraisemblablement après la fécondation, les graines sont sensiblement dans la même proportion que dans les cônes normaux, ce qui montre que la suppression des stigmates ne nuit pas au développement ultérieur de l'embryon.

A Bourg-la-Reine, sur *403 cônes pris sur 19 individus de 13 provenances différentes, je n'ai non plus pas trouvé une seule graine.*

Or, si l'on calcule, d'après les moyennes des cônes formés normalement, le nombre de graines qu'auraient pu porter les cônes privés de stigmates, on trouve près de 100 graines pour les cônes stériles de Bellevue et près de 30 pour ceux de

Bourg-la-Reine. Il me paraît impossible de rapporter au hasard l'absence totale des graines dans ces cônes.

Aucun fait ne nous permet donc d'admettre que les graines de Houblon peuvent se former sans fécondation.

Comment expliquer alors les observations de KERNER dans la vallée de Gnitsch ou les miennes à Chaignay, dans lesquelles on a cru constater l'absence des mâles dans un rayon très étendu autour des pieds femelles fructifères?

Tout d'abord cette absence de mâles est très difficile à vérifier rigoureusement, car les plantes peuvent être dissimulées dans les haies jusqu'au moment de la floraison qui est très courte. De plus, dans les régions de culture du Houblon, des cônes sont semés un peu partout au cours des différentes manipulations que nécessitent l'entretien et la livraison de la récolte, par exemple au voisinage des séchoirs, le long des chemins et des voies ferrées. Des plantes mâles poussent alors inopinément dans les endroits les plus invraisemblables, dans les cours de ferme, par exemple; j'en ai même trouvé un pied développé ainsi qu'on conservait comme plante d'ornement.

Il faut tenir compte aussi de l'énorme quantité de grains de pollen que peut donner un seul pied mâle. STRASBURGER admet qu'un pied mâle de Chanvre moyen peut donner 12500000 grains de pollen; on trouve un chiffre beaucoup plus élevé pour le Houblon. En effet, sur une section d'étamine, on peut compter de 25 à 50 cellules mères par sac pollinique, c'est-à-dire au minimum 100 grains de pollen, ce qui donne 400 par étamine et 2000 pour toute la fleur; l'épaisseur d'un grain de pollen st de 20 μ environ et, les sacs polliniques ayant environ 2 millimètres de long, chaque fleur doit donc donner approximativement $2000 \times 100 = 200000$ grains de pollen. On peut évaluer le nombre des fleurs par pied par comparaison avec un pied femelle; un pied femelle cultivé produit facilement 500 grammes de cônes secs, soit environ 5000 cônes, chaque cône est formé de 20 fleurs au minimum, donc en tout 100000 fleurs; si nous admettons le même nombre pour un pied mâle, on trouvera comme nombre total de grains de pollen 2×10^{10} ou 20000000000; supposons que ces grains de pollen soient répartis sur une sur-

face de un kilomètre carré, soit 10000000000 de centimètres carrés, il y en aura encore 2 par centimètres carré, c'est-à-dire plus qu'il n'en faut pour donner une graine par cône, un châton en fleur couvrant en projection un centimètre carré environ.

Observations histologiques.

Un certain nombre de fleurs femelles isolées furent étudiées histologiquement; dans aucun cas, je n'ai réussi à observer le moindre indice d'un commencement de cloisonnement dans le sac embryonnaire.

Lorsque le cône commence à se former, que les bractées qui protègent les ovules se développent, l'ovule non fécondé augmente légèrement de volume avant de se dessécher. En coupe. on voit le sac embryonnaire qui s'est agrandi et qui ne renferme plus que deux noyaux : l'oosphère isolée à la partie supérieure, et le volumineux noyau secondaire au centre. Tous les autres noyaux antipodes et synergides sont résorbés.

En revanche, j'ai pu suivre la pénétration du tube pollinique à l'intérieur du sac embryonnaire de l'ovule fécondé. Comme Zinger l'a montré, le tube pollinique est très fin et il est très difficile de suivre son trajet à travers les tissus de l'ovaire ; on le distingue assez aisément lorsqu'il traverse l'espace compris entre le nucelle et les téguments de l'ovule, et j'ai retrouvé assez souvent, mais pas toujours, les boursouflures et les diverticules signalés aussi par Zinger. Le trajet à travers le sommet du nucelle est encore plus ténu et plus délicat à retrouver; mais j'ai eu l'occasion d'observer l'arrivée du tube pollinique au voisinage de l'oosphère et les deux gamètes mâles qui apparaissent comme des masses chromatiques arrondies se dirigeant vers les gamètes femelles.

Il n'y a pas lieu d'envisager pour le Houblon japonais l'hypothèse de la parthénogenèse; il est en effet très facile d'empêcher la fécondation des individus femelles en supprimant dans les cultures tous les pieds mâles dès qu'ils sont reconnaissables; le Houblon japonais ne poussant pas spontanément dans nos régions, il n'y a pas à craindre, comme pour le Houblon com-

mun, la pollinisation par le vent; or tous les pieds femelles non fécondés que j'ai observés n'ont jamais porté de graines.

CHAPITRE V

FÉCONDATION DU HOUBLON PAR DES POLLENS ÉTRANGERS

C'est l'étude de la question de la parthénogenèse qui m'a conduit à rechercher l'action possible, sur les fleurs femelles du Houblon commun, du pollen de plantes étrangères et plus particulièrement des espèces les plus voisines, le Houblon japonais et le Chanvre.

Au début de cette étude, j'avais pensé que le développement parthénogénétique de l'ovule du Houblon pourrait être provoqué par des pollens d'espèces étrangères. Comme, à l'époque de la floraison du Houblon, je disposais d'une quantité abondante de pollen de Chanvre (plante que je cultivais aussi pour des études sur la sexualité), j'essayai dès 1910 de féconder les fleurs femelles de Houblon par du pollen de Chanvre.

Au moment de la récolte, je remarquai immédiatement la taille plus grande des cônes ayant subi l'action du pollen de Chanvre, en même temps que j'observai la transformation en akènes des ovaires de ces cônes. Les akènes ainsi formés paraissaient vides et stériles, mais l'étude histologique m'a révélé la présence à leur intérieur d'embryons ayant atteint un développement plus ou moins grand.

L'isolement des fleurs femelles avait été suffisant et la fréquence du phénomène assez grande pour que je puisse considérer la formation de ces embryons comme consécutive à l'action du pollen de Chanvre.

Depuis cette observation, j'ai renouvelé cette expérience chaque année et sur diverses races de Houblon, afin de montrer la généralité du phénomène; j'ai étudié comparativement l'action du pollen de Chanvre et l'action du pollen de plantes plus voisines du Houblon commun, comme le Houblon japonais, ou de plantes plus éloignées, comme la Mercuriale ; enfin j'observai plus spécialement le début et la fin du développe-

ment de l'embryon afin de rechercher : 1° si cet embryon provient d'une hybridation réelle ou simplement d'un développement parthénogénétique provoqué par la pénétration du tube pollinique dans les tissus de l'ovaire ; 2° comment et pourquoi l'embryon s'arrête dans son développement.

Résultats des expériences de 1911, 1912 et 1913.

Les expériences furent d'abord reprises en 1911, tant à Chaignay qu'à Bellevue, mais la chaleur de l'été fut préjudiciable à la végétation, et les résultats observés, comparables à ceux de 1910, furent très inégaux dans l'ensemble. J'expérimentai cette année-là pour la première fois avec le pollen de Houblon japonais, et j'obtins des résultats du même ordre qu'avec le pollen de Chanvre ; mais les essais furent très limités à cause de la floraison tardive du Houblon japonais, dont seulement quelques individus précoces fleurirent en même temps que le Houblon commun.

Les mêmes phénomènes ont été constatés de nouveau avec beaucoup de netteté au cours des années 1912 et 1913 ; j'exposerai ici en détail la marche et les résultats des expériences de 1913, qui sont les plus complètes parce que faites sur des Houblons de provenance très variée et dans des conditions plus favorables, et aussi parce que le retard signalé plus haut de la floraison des Houblons vivaces m'a permis de faire en plus grand nombre des fécondations avec le Houblon japonais et même de comparer, sur le même individu, l'action respective du Chanvre et du Houblon japonais.

Toutefois je signalerai auparavant des expériences faites en serre, soit au cours de l'été 1912, soit pendant l'hiver 1912-13 ; la protection des fleurs femelles de Houblon contre son propre pollen était ici réalisée de façon rigoureuse, et néanmoins les fécondations par du pollen de Chanvre ou de Houblon japonais donnèrent lieu aux mêmes phénomènes que dans les cultures de plein air faites en été.

Les expériences de 1913 ont été conduites de la façon suivante :

Comme dans les isolements réalisés pour l'étude de la parthénogenèse et pour les mêmes raisons, les fleurs femelles sont,

avant l'apparition des stigmates, enfermées dans des enveloppes en papier parcheminé ; le même rameau peut d'ailleurs servir à la fois pour les deux études, une partie des fleurs pouvant être fécondée par le Chanvre ou le Houblon japonais, une autre partie privée de stigmates.

Dès que les stigmates semblent suffisamment développés pour qu'on puisse être certain de la maturité sexuelle des ovules, on retire les enveloppes isolantes et on procède rapidement à la pollinisation.

A cet effet, on choisit des fleurs mâles dont les étamines sont sexuellement bien mûres, et on peut alors, ou bien les écraser directement au-dessus des stigmates des fleurs femelles, ou bien recueillir au préalable le pollen et le séparer des enveloppes florales, puis en recouvrir les stigmates au moyen d'un pinceau fin. Le second procédé exige qu'on puisse disposer de fleurs mâles en assez grande quantité, mais donne des résultats beaucoup plus réguliers.

La pollinisation est considérée comme suffisante lorsque les stigmates prennent la couleur spéciale et caractéristique de chacun des pollens employés : jaune soufre très pâle pour le Chanvre, un peu plus foncé pour le Houblon japonais, jaune vif pour la Mercuriale. Chaque stigmate retient ainsi des milliers de grains de pollen.

Les fleurs sont remises en sac afin d'assurer l'isolement pendant quelques jours encore; mais dès le lendemain on peut voir tous les stigmates pollinisés se flétrir et même se dessécher. Au bout de quelques jours, la pollinisation est faite à nouveau pour toutes les fleurs qui ont échappé à la première pollinisation ou qui n'étaient pas suffisamment avancées.

Lorsque tous les stigmates sont flétris, ce qui indique qu'ils ont tous reçus du pollen, on les enlève délicatement avec un pinceau et on retire définitivement les enveloppes isolantes.

L'action du pollen quel qu'il soit se manifeste au bout de très peu de temps ; les cônes pollinisés se développent plus rapidement que les autres et atteignent une taille plus grande. Cette accélération est comparable, quoique moins intense, à celle qui suit une véritable fécondation.

On peut se rendre compte de l'influence respective des



Fig. 16. — Action du pollen de Chanvre sur le développement des cônes du Houblon commun (Cônes de droite pollinisés).



Fig. 17. — Action du pollen de Houblon japonais sur le développement des cônes du Houblon commun (Rameau de droite pollinisé).

pollens de Chanvre, de Houblon japonais et de Houblon ordinaire sur le développement des cônes, par la comparaison des figures 16, 17 et 22. Sur la figure 16 les cônes de droite ont été pollinisés par du Chanvre. Sur la figure 17 le rameau de droite a été pollinisé par du Houblon japonais. Sur la figure 22 les cônes de gauche ont été fécondés normalement.

On voit que l'augmentation de taille provoquée par le pollen de Chanvre est manifeste, mais moins marquée que celle qui provient de l'action du pollen de Houblon japonais ou de Houblon ordinaire.

Les tableaux X et XI permettent de comparer les poids secs moyens des cônes pollinisés par le Chanvre ou le Houblon japonais avec celui des cônes normaux.

Tableau X.
(*Pollinisation par le Chanvre.*)

PLANTE EXPÉRIMENTÉE.	NOMBRE de cônes pollinisés.	POIDS SEC.	POIDS SEC p. 100.	POIDS SEC p. 100 normal.
		Bellevue.		
a1	51	3,5	6,9	6,9
b2	8	0,6	7,5	7,6
b4	9	0,73	8	7
b5	29	16	5,5	8,4
c1	20	1,9	9,5	7
c2	23	3	13	8
d1	20	1,6	8	9
j3	17	1,2	7	6,7
	23	1,5	6,5	6,7
l1	26	1,5	6	7,6
		Bourg-la-Reine.		
4e Bb	20	1,7	8,5	5,2
8e Bb	30	2,5	8,3	5,9
1er Sa	32	2,2	6,9	5,8
4e Francfort	35	2,4	6,9	5,6

Ce tableau montre que l'augmentation de poids des cônes provoquée par l'action du pollen de Chanvre ne se produit pas très régulièrement et en tout cas n'est jamais très considérable ; néanmoins, si l'on prend la moyenne du poids des cônes pollinisés par le Chanvre et la moyenne du poids des cônes nor-

maux, on trouve 7,7 pour la première au lieu de 6,9 pour la seconde, c'est-à-dire une augmentation moyenne d'environ un huitième.

TABLEAU XI.
(*Pollinisation par le Houblon japonais.*)

PLANTE EXPÉRIMENTÉE.	NOMBRE de cônes pollinisés.	POIDS SEC.	POIDS SEC p. 100.	POIDS SEC p. 100 normal.
		Bellevue.		
a1	22	3,3	15	6,9
b2	32	3,5	10,9	7,6
b5	23	2,3	10	8,4
		Bourg-la-Reine.		
2e Sa	26	4	15,4	7,7
	26	3,8	14,6	7,7
3e Sb	13	1	7,6	7,3
9e Bb	32	3,5	11	7,5

L'augmentation de poids des cônes provoquée par l'action du pollen de Houblon japonais est très régulière et assez importante; la moyenne du poids de 100 cônes pollinisés est ici de 12 environ, alors que celle des cônes normaux est de 7,6; le poids des cônes est augmenté en moyenne de plus d'un tiers.

VARIATION DU NOMBRE DES OVULES DÉVELOPPÉS.

Lorsqu'on étudie en détail les cônes formés après pollinisation par le Chanvre ou par le Houblon japonais, on retrouve toujours les akènes plus ou moins développés analogues à ceux que j'avais déjà observés en 1910.

Ces akènes sont toujours stériles et dans aucune de mes expériences, pas plus après l'action du pollen de Houblon japonais qu'après celle du pollen de Chanvre, je n'ai trouvé de graines capables de germer.

La proportion des ovaires transformés en akènes stériles est en général assez importante; elle varie un peu avec les individus, mais dépend surtout du pollen employé.

Le tableau XII, relatif au pied a_1 de Bellevue, donne pour

TABLEAU XII.

	FLEURS.	AKÈNES.
a4 × Houblon japonais, 32 cônes.		
Cône numéro I	28	8
— II	32	24
— III	24	21
— IV	12	3
— V	24	20
— VI	32	27
— VII	24	19
— VIII	24	13
— IX	32	28
— X	30	25
— XI	20	14
— XII	20	16
— XIII	16	14
— XIV	20	16
— XV	28	23
— XVI	24	17
— XVII	8	3
— XVIII	12	5
— XIX	16	15
— XX	16	9
— XXI	20	12
— XXII	28	15
— XXIII	24	16
— XXIV	20	15
— XXV	20	14
— XXVI	16	9
— XXVII	20	11
— XXVIII	20	15
— XXIX	22	16
— XXX	12	10
— XXXI	8	5
— XXXII	12	0
a4 × Chanvre, 8 cônes.		
Cône numéro I	20	6
— II	24	9
— III	8	4
— IV	26	19
— V	24	12
— VI	24	12
— VII	12	6
— VIII	24	9
a4 × Mercuriale, 10 cônes, 4 embryons.		

Dans l'ensemble :
162 fleurs fécondées par du Chanvre ont donné 79 embryons ;
664 — — Houblon japonais ont donné 521 embryons ;
200 — — de la Mercuriale — 4 —
En moyenne par cône :
10 embryons pour 20 fleurs avec le Chanvre, soit 50 p. 100 ;
16 — 21 — Houblon japonais, soit 75 p. 100.

chaque cône la proportion des akènes formés après pollinisation par le Chanvre, le Houblon japonais ou même la Mercuriale.

Les tableaux XIII et XIV résument l'ensemble des essais de pollinisation faits en 1913, soit à Bellevue, soit à Bourg-la-Reine; pour chaque plante, j'ai indiqué le nombre de cônes et de fleurs pollinisés, ainsi que le nombre et la proportion des ovules qui ont évolué en akènes.

TABLEAU XIII.
(*Pollinisation par le Chanvre.*)

PLANTE EXPÉRIMENTÉE.	NOMBRE de cônes.	NOMBRE de fleurs.	NOMBRE MOYEN de fleurs par cône.	NOMBRE d'akènes.	NOMBRE MOYEN d'akènes par cône.	POURCENTAGE.
Bellevue.						
a1	51	1122	22	388	8	36
a4	1	24	24	18	18	75
b2	8	102	20	71	10	48
b3	9	144	16	67	7,5	46
b4	9	206	23	113	12	54
b5	29	320	23	207	15	64
c1	20	456	26	73	4	14
c2	23	662	26	411	16	62
d1	20	374	18	57	3	15
f1	8	152	19	21	3	12,5
h	10	184	18	108	11	59
j3	17	348	20	55	3	16
	23	436	19	128	5,5	36
k1	7	122	17	29	4	24
k3	8	116	15	39	5	34
l1	26	360	14	152	6	42
Bourg-la-Reine.						
4e Bb	20	416	21	218	11	52
3e Bo	12	246	21	52	4	21
3e Bo	5	86	17	58	11	67
8e Bb	30	624	21	104	3	17
1er Sa	32	744	23	495	15	65
Lorraine tardif	9	252	27	48	5	19
2e Farnham	2	44	22	21	10	47
2e Fuggle Golding	3	48	16	6	2	12,5
2e Francfort	35	662	19	260	7	39
2e Pfaffenhofen	37	740	20	6		1
Total pour Bellevue	269	4928	18	1937	7	39
Total pour Bourg-la-Reine	185	3862	21	1268	7	33
Total général	454	8790	19	3205	7	36

TABLEAU XIV.

(Pollinisation par le Houblon japonais.)

PLANTE EXPÉRIMENTÉE.	NOMBRE de cônes.	NOMBRE de fleurs.	NOMBRE MOYEN de fleurs par cône.	NOMBRE d'akènes.	NOMBRE MOYEN d'akènes par cône.	POURCENTAGE.
Bellevue.						
a1	22	314	14	232	10	73
b2	32	664	21	521	16	78,5
b3	6	108	18	67	11	62
b5	23	468	20	370	16	79
h	18	362	20	284	16	77
Bourg-la-Reine.						
2e Sa	26	736	28	455	17	61
Id., 2e expérience	26	648	24	445	17	69
3e Sb	13	242	18	210	16	86
9e Bb	32	674	21	481	15	71
2e Bo	9	178	20	129	14	71
Kolosswar	9	109	12	40	4	37
Total pour Bellevue	101	1916	19	1474	15	77
Total pour Bourg-la-Reine	119	2587	22	1760	15	68
Total général	220	4503	20	3234	15	72

Sur 3 essais de pollinisation par la Mercuriale, 2 ont donné des résultats positifs.

Sur le pied a1, 10 inflorescences ont été pollinisées, sur lesquelles, à la maturité, j'ai trouvé 2 akènes stériles.

Sur le pied a4, 10 inflorescences pollinisées ont donné 4 akènes.

Quoique ces résultats aient été obtenus dans des conditions suffisamment rigoureuses pour n'être pas discutables, il serait nécessaire de reprendre cette expérience pour rechercher de façon plus précise comment et dans quelles proportions les ovules de Houblon commun peuvent se développer sous l'action du pollen de plantes aussi éloignées du Houblon que la Mercuriale.

Aussi bien dans le détail que dans les résultats d'ensemble, les tableaux XIII et XIV font ressortir une plus grande régularité dans l'action du pollen de Houblon japonais que dans celle du pollen de Chanvre ; tandis que la proportion des fleurs

pollinisées qui évoluent en akènes n'est que de 37 p. 100 avec le pollen de Chanvre, elle s'élève à 72 p. 100 avec le pollen de Houblon japonais et devient comparable à la proportion des graines qu'on peut obtenir par une fécondation véritable.

Autres caractères des cônes pollinisés.

Cette différence d'action entre le pollen de Chanvre et celui

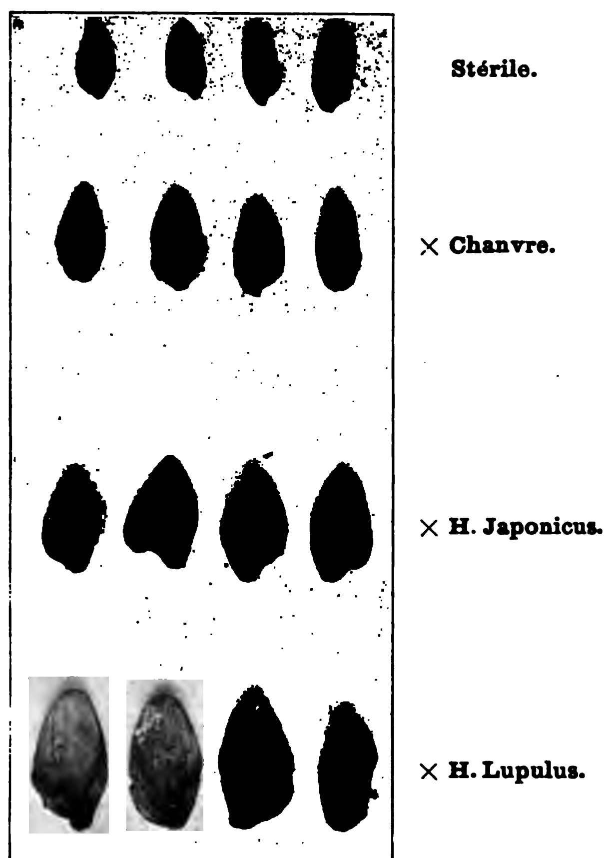


Fig. 18. — Aspect comparé des bractées du Houblon commun, montrant l'influence du pollen de Chanvre ou de Houblon japonais.

de Houblon japonais apparaît plus nettement encore lorsqu'on fait l'étude détaillée des cônes formés après les diverses pollinisations et tous les résultats obtenus avec le pollen de Houblon japonais rappellent ceux qu'on peut obtenir après une féconda-

tion véritable par le propre pollen du Houblon commun.

1° *Adhérence des bractées au rachis.* — Dans les cônes fécondés et fertiles, les bractées à l'aisselle desquelles se sont formées des graines n'adhèrent plus que faiblement au rachis du cône et se détachent au moindre contact, tandis que les bractées restées stériles restent toujours fixées assez solidement au rachis. La même différence existe entre les bractées fructifères des cônes pollinisés par le Houblon japonais, qui sont très peu adhérentes, et les bractées fructifères des cônes pollinisés par le Chanvre, qui restent aussi adhérentes que les bractées stériles.

2° *Développement des diverses parties du cône.* — L'augmentation du volume et du poids des cônes pollinisés tient à la fois à l'augmentation de la longueur totale du rachis et à l'augmentation de la taille des bractées.

Après pollinisation par le Houblon japonais tout comme après une véritable fécondation, le rachis et par suite les entre-nœuds s'allongent notablement; la taille des bractées augmente aussi, mais dans de moindres proportions (fig. 18).

Après pollinisation par le Chanvre, au contraire, on ne constate guère qu'un accroissement de la taille des bractées fructifères, mais le cône reste toujours aussi compact.

Voici, par exemple, les résultats des mesures faites sur les cônes récoltés sur le pied a4 de Bellevue :

Longueur moyenne des entre-nœuds dans les cônes ordinaires	1,5	mm.
Longueur moyenne des entre-nœuds dans les cônes pollinisés par le Chanvre	1,5	—
Longueur moyenne des entre-nœuds dans les cônes pollinisés par le Houblon japonais	3,5	—
Longueur moyenne des bractées stériles	12	—
Longueur moyenne des bractées fructifères dans les cônes pollinisés par le Chanvre	13,5	—
Longueur moyenne des bractées fructifères dans les cônes pollinisés par le Houblon japonais	15	—

Dimensions et aspect des akènes. — L'aspect des akènes stériles obtenus à la suite de pollinisation par le Houblon japonais rappelle celui des akènes fertiles ; la taille est sensiblement la même (3 millimètres environ dans le sens du plus

grand diamètre) et le tégument de la graine acquiert une pigmentation assez nette.

Au contraire, les akènes obtenus à la suite de pollinisation par le Chanvre restent plus petits (2 millimètres à 2^{mm},5 comme plus grand diamètre) et les téguments de la graine ne se pigmentent jamais.

Structure et développement des akènes formés après pollinisation par le Chanvre ou le Houblon japonais.

L'étude histologique montre que, dans l'un et l'autre cas, le gamète femelle ou oosphère s'est cloisonné pour donner un embryon dont le développement s'est arrêté de très bonne heure.

Comparons d'abord l'aspect des ovaires récoltés et fixés à l'époque habituelle de maturité des cônes et des graines.

Dans le premier cas (pollinisation par le Chanvre), les parois de l'ovule se sont accrus et la cavité du sac embryonnaire s'est considérablement agrandie. A l'extrémité du sac voisine du sommet du nucelle, l'embryon forme un massif cellulaire plus ou moins régulièrement sphérique, dont le diamètre ne dépasse guère 200 μ et qui souvent est de dimensions plus réduites. Il peut aussi être allongé transversalement ou longitudinalement par rapport à l'axe du sac embryonnaire. A sa partie supérieure on remarque le plus souvent un groupe de cellules formant un suspenseur (Planche X, II).

Les cellules de l'embryon sont parfois encore vivantes à l'époque de la récolte, et fixent les colorants nucléaires et cytoplasmiques (hématoxyline et fuchsine acide par exemple), mais le plus souvent l'embryon est réduit à une trame cellulosique vide de toute substance vivante.

L'embryon ne présente jamais de différenciation plus marquée ; jamais, par exemple, je n'ai observé le début de l'ébauche des cotylédons.

Quant à l'albumen, il a complètement disparu ; on en retrouve parfois des traces, lorsque l'embryon est encore vivant, sous forme de traînées protoplasmiques autour de celui-ci et dans l'axe du sac embryonnaire.

Dans le deuxième cas (pollinisation par le Houblon japonais), les parois de l'ovaire prennent un plus grand développement, mais l'embryon est encore moins différencié ; les cellules qui le constituent forment un massif mal défini et plus ou moins dissocié (Planche X, I); les parois cellulosiques sont moins nettes que dans le premier cas ; lorsque les cellules sont mortes, on ne distingue plus qu'une trame très fine qui peut même disparaître complètement, et lorsque les cellules sont encore vivantes, elles sont toujours très agrandies et plus ou moins vacuolisées. Comme dans le cas du Chanvre, l'albumen a complètement disparu.

Si l'on compare la structure de ces embryons anormaux avec celle d'un embryon de la même taille provenant d'une fécondation normale, on constate que ce dernier est beaucoup plus régulier et plus différencié (Planche X, III) : les cotylédons y sont nettement ébauchés et les noyaux de l'albumen, loin d'être résorbés, se multiplient activement et sont abondamment répartis dans toute la cavité du sac embryonnaire.

On peut suivre l'évolution des divers embryons normaux et anormaux sur des fleurs sacrifiées et fixées chacun des jours qui suit la pollinisation.

Tandis qu'après une fécondation normale l'œuf commence à se cloisonner vers le troisième jour, il est difficile de fixer avec précision le moment où commence le développement de l'embryon après pollinisation par un pollen étranger; mais ce n'est guère que vers le sixième ou le huitième jour, ou même plus tard, qu'il est possible de trouver des embryons au stade de deux cellules.

Dans tous les cas, le développement de l'albumen est plus précoce et plus rapide que celui de l'embryon ; tandis que ce dernier n'est encore formé que de deux cellules, on peut voir déjà de nombreux noyaux de l'albumen disposés le long de la paroi du sac embryonnaire. J'ai observé quelques ovules où l'oosphère était intacte alors que le noyau secondaire était déjà plusieurs fois divisé; il est possible que dans certains cas l'albumen se forme seul et provoque le développement des parois de l'ovaire.

Les premiers cloisonnements de l'oosphère provoqués par

l'action du pollen de Chanvre ou de Houblon japonais ne sont pas toujours réguliers et ne présentent que rarement la différenciation initiale en suspenseur et embryon proprement dit; la multiplication des cellules n'est jamais très active et les cinèses sont rares (fig. 19).

La vie active des embryons anormaux ne dépasse guère une

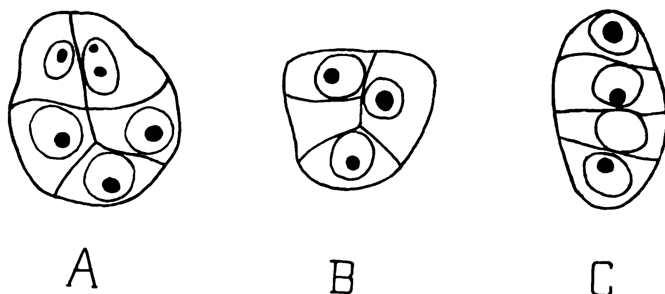


Fig. 19. — Embryons du Houblon commun développés : A, après une fécondation normale; B, C, après pollinisation par le Houblon japonais. Gr. : 1 000.

dizaine de jours en général ; au bout de ce temps, toute croissance s'arrête à l'intérieur du sac embryonnaire; les noyaux de l'albumen dégénèrent sur place ou sont résorbés au profit de l'embryon; dans ce dernier, les cellules augmentent de volume (surtout dans le cas du Houblon japonais), se vacuolisent et finissent par mourir. Dans l'ensemble le développement des embryons anormaux est tardif, irrégulier et toujours abortif.

Y A-T-IL FÉCONDATION OU PARTHÉNOGENÈSE ?

Quelle est la nature de ces embryons abortifs qui se développent par suite de la pollinisation par le Chanvre ou le Houblon japonais?

Y a-t-il amphimixie entre le gamète mâle de ces dernières plantes et le ou les gamètes femelles du Houblon commun, et les embryons abortifs doivent-ils être considérés comme hybrides?

Ou bien s'agit-il d'un développement parthénogénétique provoqué par l'action du pollen et la pénétration plus ou moins profonde du tube pollinique dans les tissus de l'ovaire?

Cette question ne peut être résolue définitivement qu'en vérifiant la présence ou l'absence de fusions nucléaires à la base du développement embryonnaire.

Dans cette étude très délicate, je me suis heurté à de grosses difficultés tenant principalement :

1° A l'incertitude qui existe dans l'époque où se produisent les premières divisions de l'oosphère ;

2° A l'inégalité de développement que présentent les fleurs d'une même inflorescence.

D'une part, pour obtenir même un petit nombre d'observations utiles, j'étais obligé de faire des recherches sur un très grand nombre d'inflorescences.

D'autre part, je ne pouvais disposer que d'une quantité assez limitée de matériel, par suite de la nécessité où je me trouvais de conserver, en vue d'un résultat final, le plus grand nombre possible d'inflorescences pollinisées.

Aussi les résultats que je vais indiquer maintenant ne portent-ils pas sur un nombre suffisant d'observations pour conduire à des conclusions définitives, mais ils permettent toutefois de montrer toute la complexité des phénomènes étudiés.

Un premier point facile à vérifier, qu'il s'agisse de Chanvre ou de Houblon japonais, c'est la germination du pollen et la pénétration du tube pollinique dans le tissu de l'ovaire. Les tubes polliniques de Houblon japonais, plus gros, sont particulièrement faciles à suivre.

Après qu'ils ont cheminé dans les stigmates, on les voit pénétrer très nombreux et s'enfoncer directement dans la région de soudure des carpelles ; à la hauteur du sommet de l'ovule, ils se recourbent et, sans quitter les tissus des carpelles, ils arrivent à proximité de l'ovule. Il m'a semblé que, dans la plupart des cas, un seul tube traverse les téguments de l'ovule et le nucelle pour pénétrer jusqu'au sac embryonnaire.

On peut retrouver des traces du tube pollinique dans tous les sacs embryonnaires où l'embryon est encore au stade de 2 ou 4 cellules. Il est donc certain que, dans tous les cas où il y a formation d'un embryon, un tube pollinique a pénétré dans le sac embryonnaire.

Y a-t-il eu fécondation ?

Je crois pouvoir répondre affirmativement en ce qui concerne le Houblon japonais ; dans certaines préparations, j'ai vu le tube pollinique avec ses deux anthérozoïdes au voisinage immédiat

de l'oosphère (fig. 20); dans un cas, j'ai pu même observer une fusion nucléaire assez avancée.

En ce qui concerne le pollen de Chanvre, je n'ai jamais réussi à voir de semblables fusions; en revanche, j'ai observé deux cas très intéressants; dans l'un j'ai vu le tube pollinique accolé à un

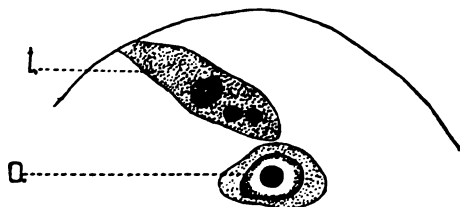


Fig. 20. — Sommet d'un sac embryonnaire de Houblon commun avec l'oosphère *o* et l'extrémité d'un tube pollinique de Houblon japonais *t*. Gr. : 1000.

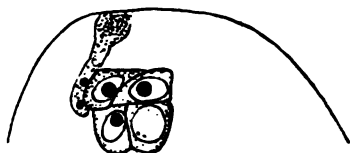


Fig. 21. — Tube pollinique de Chanvre accolé à un jeune embryon de Houblon commun. Gr. : 1 000.

embryon de 4 cellules, dans l'autre à un embryon, de 2 cellules. Or le tube pollinique, dans l'un et l'autre cas, contenait encore deux masses chromatiques très régulières semblant bien être les deux anthérozoïdes (fig. 21). Ce serait donc un cas très net de développement parthénogénétique provoqué par le simple contact du tube pollinique avec l'oosphère, par une sorte d'imprégnation.

On serait dès lors en droit de dire que le pollen de Houblon japonais peut réellement féconder le Houblon vivace, tandis que le pollen de Chanvre provoquerait un développement parthénogénétique.

Cette hypothèse se trouve appuyée par l'observation suivante.

Si l'on compare les dimensions des noyaux des divers embryons (embryons normaux ou embryons provenant de l'action des pollens de Chanvre ou de Houblon japonais), on constate que les embryons formés par l'action du pollen de Chanvre ont toujours des noyaux plus petits que ceux des embryons normaux; que les embryons formés par l'action du pollen de Houblon japonais ont, sauf de rares exceptions, des noyaux de même taille que ceux des embryons normaux. C'est ainsi que des mesures faites sur une quinzaine d'embryons de chaque sorte pris au même stade donnent : pour les embryons normaux, de 9 à 12 μ de diamètre; pour les embryons provenant

de l'action du pollen de Houblon japonais (fig. 19), de 9 à 13 μ de diamètre, sauf deux embryons qui avaient de 6 à 8 μ; pour les embryons provenant de l'action du Chanvre, de 6 à 9 μ de diamètre (fig. 21).

On voit que, dans les deux premiers cas, les noyaux sont d'un tiers en diamètre plus grands que dans le troisième, ce qui correspond à un volume double et semble confirmer l'hypothèse émise plus haut.

Il est vraisemblable qu'en réalité les phénomènes qui sont à la base du développement des embryons sont plus complexes. Dans le cas du Houblon japonais, l'existence d'embryons à petits noyaux semble indiquer qu'il peut y avoir des embryons parthénogénétiques; dans le cas du Chanvre, de nouvelles recherches permettraient peut-être de mettre en évidence de véritables fécondations.

En ce qui concerne le développement de l'albumen, je n'ai jamais réussi à observer la fécondation du noyau secondaire; en revanche, j'ai trouvé des ovules où le noyau secondaire était déjà divisé, alors que le tube pollinique était encore intact à l'intérieur du sac embryonnaire. Le développement de l'albumen doit donc être considéré comme parthénogénétique, au moins dans certains cas.

A ma connaissance, on n'a pas encore signalé, dans le règne végétal, de semblables développements embryonnaires abortifs provoqués chez une plante par du pollen d'une espèce très différente ou même d'un genre différent.

Dans les exemples de développement parthénocarpique provoqués par des excitations de nature variée, en particulier dans ceux dont TISCHLER (1913) à fait récemment une étude précise, il arrive qu'on observe le développement parthénogénétique de l'albumen, mais on n'a jamais constaté de développement embryonnaire.

Dans les expériences de pollinisation de MASSART (1902) sur des Cucurbitacées, de TSCHERMAK (1902) sur les Giroflées, le développement parthénocarpique des parois du fruit a été obtenu par l'action de pollens variés sans que les ovules subissent aucun changement.

Les phénomènes que j'ai observés sur le Houblon ne doivent

cependant pas être spéciaux à cette plante, et il est probable que dans beaucoup d'essais d'hybridation entre plantes assez éloignées, où il y a formation de fruits partiellement ou totalement stériles, une étude histologique révélerait des débuts de développements embryonnaires dans les graines avortées.

Je citerai par exemple une observation toute récente de BLARINGHEM (1914) sur des croisements entre espèces de blé très différentes. En fécondant des épis de *Triticum monococcum* par diverses variétés de froment, l'auteur a obtenu des épis portant des grains bien développés et d'autres où les grains étaient ridés et aplatis ; il est possible, comme le pense l'auteur, que ces derniers grains correspondent à un développement embryonnaire abortif.

Si l'on admet l'interprétation donnée plus haut de la formation d'embryons par l'action du pollen de Chanvre et de Houblon japonais, on ne saurait mieux comparer les deux ordres de faits observés qu'à ceux décrits par BATAILLON (1911 et 1912) à propos de ses expériences de parthénogenèse expérimentale sur les œufs de Batraciens.

Le cas du Chanvre serait tout à fait analogue à ce qui se passe dans l'imprégnation des œufs de Pélodyte par le sperme de Tritons alpestres, où le contact des éléments mâles provoque une division parthénogénétique des œufs, division d'ailleurs tardive, irrégulière et toujours abortive.

Le cas du Houblon japonais pourrait être comparé au croisement de l'œuf de *Bufo* par le spermatozoïde de *Rana fusca*, où, malgré l'amphimixie, l'évolution de l'œuf ne dépasse jamais le stade blastulaire. Le développement très réduit dans les deux cas s'expliquerait par la formation d'une association chromatique hétérogène.

CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE

Malgré l'absence de micropyle, la fécondation s'effectue normalement dans les diverses espèces du genre *Humulus* et si la fleur femelle est protégée contre tout apport de pollen il semble bien qu'aucun cloisonnement ne puisse se produire à l'intérieur du sac embryonnaire.

Mais le pollen de plantes telles que le Chanvre ou le Houblon japonais, ou même celui de plantes plus éloignées, peut germer sur les stigmates des fleurs femelles du Houblon commun et les tubes polliniques peuvent pénétrer jusqu'au sac embryonnaire et provoquer, avec ou sans amphimixie, le développement des gamètes femelles et la formation d'embryons irréguliers et abortifs.

TROISIÈME PARTIE

LE FRUIT OU CÔNE DU HOUBLON CULTIVÉ

CHAPITRE VI

INFLUENCE DE LA FÉCONDATION SUR LE DÉVELOPPEMENT DES CÔNES DU HOUBLON COMMUN



Fig. 22. — Influence de la fécondation sur le développement des cônes (Cônes de gauche fécondés).

Lorsque, sur les pieds femelles du Houblon commun, la floraison se termine, si les circonstances extérieures ne sont pas trop défavorables, les bractées des inflorescences femelles se développent et les cônes se forment, que les fleurs aient été fécondées ou non.

CARACTÈRES DES CÔNES FÉCONDÉS.

J'ai déjà indiqué brièvement, au chapitre précédent, l'influence de la fécondation sur le développement des cônes, influence qui se manifeste surtout par la croissance plus rapide et la taille plus grande des cônes fécondés. La figure 22 montre l'aspect, au moment de la récolte, d'un rameau de Houblon dont les cônes de gauche ont seuls été fécondés.

C'est d'ailleurs un fait bien connu et qui a été signalé par la

plupart des auteurs qui ont étudié les cônes de Houblon. SALMON et AMOS, BRAUNGART notamment, ont donné à ce sujet des nombres caractéristiques.

Je n'ai pas fait une étude systématique de cette question, parce que les expériences qui font l'objet des deux chapitres précédents m'obligeaient à éviter le plus possible l'apport du pollen du Houblon commun dans les champs d'expérience de Bellevue ou de Bourg-la-Reine ; j'ai néanmoins pu faire, en 1913, quelques observations précises dont je vais donner le détail.

Une première série d'observations porte sur des cônes de la forme anglaise « Early Prolific », dont plusieurs pieds étaient cultivés à Villacoublay, au milieu de pieds mâles, et plusieurs autres pieds à 300 mètres plus loin, par suite isolés des pieds mâles.

Augmentation du poids. — Voici respectivement le poids des cônes et le nombre des graines sur les pieds dont la récolte était la plus importante :

1° Pieds cultivés au voisinage des mâles :

Nombre de cônes.	Poids des cônes.	Poids moyen de 100 cônes.	Nombre de graines.
271	38	14	1139
470	57	12,1	230

2° Pieds cultivés loin des mâles :

Nombre de cônes.	Poids des cônes.	Poids moyen de 100 cônes.	Nombre de graines.
380	35	9,2	6
235	21,5	8,9	5
191	17	8,9	0

L'augmentation de poids des cônes riches en graines, quoique très nette, n'est ici pas très considérable, parce qu'il s'agit d'une forme dont la floraison précède un peu celle des pieds mâles et qui a beaucoup souffert de l'attaque des pucerons.

L'augmentation du poids des cônes est beaucoup plus nette pour une série d'autres pieds plus tardifs dont la floraison a coïncidé avec celle des pieds mâles, mais pour lesquels je n'ai pas de témoins aussi comparables que pour la forme « Early Prolific ».

Voici les nombres relatifs aux cônes récoltés sur ces pieds :

Nombre de cônes.	Poids sec.	Poids moyen de 100 cônes.	Nombre de graines sur 100 cônes.
—	—	—	—
145	36	25	1350
90	26	29	1160
102	34	33	900
76	22	29	1240
60	14	23	850
473	132	27,9	

Ces chiffres ont été obtenus sur des Houblons de même nature que les Houblons *a* de Bellevue ou *b* de Bourg-la-Reine pour lesquels le poids moyen de 100 cônes varie de 6 à 10 grammes. Comme les conditions de culture sont sensiblement les mêmes, on peut admettre que la fécondation a provoqué une augmentation du poids des cônes dans une proportion voisine de 3 à 1.

Enfin voici des résultats plus précis obtenus en fécondant artificiellement des rameaux isolés de pieds femelles éloignés des mâles.

1° Exemple relatif à un pied de « Early prolific » à Villacoublay :

Cônes fécondés.....	7	1,7	24	60
— non fécondés.	40	4,6	11	20

2° Exemple relatif au pied « 4e Francfort » à Bourg-la-Reine :

Cônes fécondés.....	64	9,5	14,6	550
— non fécondés.	2450	138	5,6	124

Ces dernières observations confirment entièrement les précédentes et montrent le rôle important que joue la fécondation dans la nutrition et le développement des cônes.

Le poids des graines portées par les cônes fécondés n'intervient que pour une très faible part dans l'augmentation du poids moyen des cônes. En effet, 1 000 graines de Houblon pèsent environ 2 grammes; si l'on admet une moyenne de 15 graines par cône fécondé, nombre supérieur à tous ceux que j'ai observés, 1 000 cônes renferment 15000 graines; or, d'après les observations précédentes, le poids de ces 1 000 cônes serait environ 250 grammes, le poids des graines qu'ils contiennent de 30 grammes. Le poids des cônes fécondés diminué du poids des graines serait encore supérieur d'au moins 100 grammes au poids des cônes non fécondés. On peut donc

dire qu'au point de vue pratique le poids de la récolte, graines non comprises, passe du simple au double lorsque la fécondation intervient.

Quels sont les autres caractères qui distinguent les cônes fécondés?

1° *Défaut d'adhérence des bractées fructifères.* — C'est un caractère que j'ai signalé à propos de la fécondation par le Houblon japonais et qui est encore plus net après une fécondation normale; *les cônes fécondés s'effeuillent avec la plus grande facilité.* Ce caractère, favorable à la dissémination des graines par le vent, présente au point de vue pratique de graves inconvénients, car les bractées ainsi détachées du rachis laissent échapper la lupuline dont elles sont couvertes et qui est le principe utile du Houblon. Les cônes stériles, au contraire, dont les bractées conservent une grande adhérence au rachis, restent intacts au cours des diverses manipulations qu'ils subissent et retiennent beaucoup mieux toute la lupuline qu'ils renferment.

2° *Allongement du rachis et des bractées.* — Autre caractère déjà signalé à propos de la fécondation par le Houblon japonais.

Dans les cônes fécondés riches en graines, on trouve pour la longueur des entre-nœuds une moyenne de $3^{mm},5$ alors que cette moyenne pour des cônes stériles de même nature est de $1^{mm},5$. De même la longueur moyenne des bractées fructifères est de 18 millimètres pour des races dont la longueur des bractées stériles est de 12 millimètres.

L'écartement des groupes de bractées dû à l'allongement des entre-nœuds et la longueur des bractées donnent au cône un aspect très caractéristique, qui fait dire de ces cônes qu'ils sont *ouverts*.

Cette disposition présente le même inconvénient que l'effeuillement des cônes, c'est aussi une cause de perte de lupuline.

Dans les cônes qui ne renferment qu'un petit nombre de graines, on distingue immédiatement par leur taille plus grande, les bractées à l'aisselle desquelles se trouvent des graines.

3° *Diminution de la teneur en lupuline.* — C'est une opinion assez généralement admise que la fécondation et la formation des graines entraîne comme conséquence la diminution de la teneur en lupuline. BRAUNGART montre que les sortes les plus riches en lupuline sont aussi celles dont le pourcentage de graines est le moins élevé.

D'après MOREAU et LÉVY (1905), « la graine se développe aux dépens de la substance utile, de sorte que les cônes contiennent moins de lupuline, par exemple : lupuline 7 p. 100, écailles 74 p. 100, graines 18 p. 100 ; au lieu de : lupuline 10 p. 100, écailles 86 p. 100, graines 4 p. 100 ».

Au contraire, d'après GAUTHIER et GUÉRIN (1912), certaines sortes très abondamment pourvues de graines sont néanmoins aussi riches en lupuline, tels sont les Golding anglais et certaines variétés de Bavière ou de Wurtemberg.

Je n'ai pas fait de mesures à ce sujet, mais je remarquerai simplement que les glandes à lupuline sont déjà nettement ébauchées au moment de la fécondation et qu'on distingue déjà les cupules dans lesquelles doit se rassembler la sécrétion ; il apparaît comme vraisemblable que le nombre de ces glandes doit rester le même par la suite, qu'il y ait ou non fécondation, et que la diminution de la teneur en lupuline doit être due à l'augmentation de la surface des bractées et par suite à la diminution du nombre des glandes à lupuline par unité de surface. On pourrait à la rigueur vérifier cette hypothèse en comptant le nombre des glandes à lupuline, mais il faudrait faire cette numération sur des cônes frais, car à la dessiccation les glandes perdent un peu leur individualité et dans les points où elles sont le plus denses il devient difficile, sinon impossible, de les distinguer les unes des autres.

FAUT-IL CULTIVER LES PIEDS MALES ?

On sait que dans certaines régions de culture de Houblon, en Angleterre, en Amérique et même en Belgique, on cultive un pied mâle pour 200 ou 300 pieds femelles.

Dans d'autres régions, au contraire, en Allemagne, en Bohême, dans l'est de la France et en Bourgogne, non seulement on ne cultive pas de pieds mâles, mais on détruit avec

soin tous les pieds mâles sauvages. Souvent même, les autorités locales interdisent sous peine d'amende l'entretien de pieds mâles dans les houblonnières.

Nous venons de voir les avantages et les inconvénients de la fécondation.

Le seul avantage, d'ailleurs très important au point de vue commercial, c'est de favoriser la croissance des cônes et d'augmenter le poids de la récolte dans des proportions notables.

Les principaux inconvénients sont : la fragilité plus grande des cônes et l'écartement des bractées qui favorisent les pertes de lupuline, peut-être aussi la diminution de la teneur en lupuline. Il faut ajouter que, d'après certains brasseurs, les graines communiquent à la bière une saveur désagréable. Mais cette opinion est combattue notamment par Salmon et Amos (1908) qui ont fait bouillir pendant une heure, avec de l'eau, des graines de Houblon broyées et ont constaté que les décoctions obtenues n'avaient aucune saveur.

Il semble qu'on puisse dire avec les auteurs anglais que la culture des mâles est nécessaire dans les régions à climat relativement froid et humide comme l'Angleterre et la Belgique, où la fécondation doit intervenir pour provoquer une plus grande nutrition des cônes et assurer leur complet développement. Salmon et Amos affirment qu'il serait désastreux de vouloir cultiver les Golding sans fécondation ; j'ai moi-même pu constater, et on peut le voir sur le tableau VI, qu'à Bourg-la-Reine, les cônes non fécondés se sont mal développés et que leur poids moyen est très faible.

Dans les régions à climat plus continental, où les étés très chauds provoquent une migration et une utilisation plus complète des réserves des plantes, et où, par suite, les cônes se développent suffisamment sans fécondation, il semble bien que la question de la culture des mâles n'ait plus qu'un intérêt purement commercial.

Le planteur aura avantage à entretenir des pieds mâles dans ses plantations tant que l'augmentation de la récolte obtenue de cette façon ne sera pas compensée par une diminution du prix de vente des cônes fécondés : cette diminution aura lieu auto-

matiquement si les houblons fécondés présentent réellement pour la brasserie des inconvénients graves.

Toutefois, il est des années où il serait important de pouvoir féconder les fleurs femelles, c'est lorsque, par suite de circonstances fâcheuses, extrême sécheresse, invasion de pucerons, les cônes se forment mal et ont, comme on dit, des tendances à *avorter*. Dans ces conditions, il semble que la fécondation pourrait activer la formation des cônes et sauver la récolte. Mais la réglementation des années où il faudrait laisser fleurir les mâles et de celles où il faudrait les supprimer avant la floraison présenterait des difficultés pratiques considérables.

CHAPITRE VII

LES CARACTÈRES DES DIFFÉRENTES SORTES DE HOUBLON

Au cours de ce travail, et principalement pour les études qui font l'objet de la deuxième partie, les expériences ont porté sur des formes culturales de provenances variées, en nombre malheureusement trop limité. Il existe beaucoup d'autres sortes cultivées et l'on peut dire que, dans chaque région de culture du Houblon, on a distingué plusieurs, et même parfois de nombreuses formes différentes. Braungart signale qu'à Weihenstephan, plus de 60 sortes sont rassemblées ; il a publié un album photographique où 134 formes différentes sont représentées et il estime à environ 300 le nombre total des sortes cultivées dans le monde entier.

Dans les expériences relatives à la parthénogenèse et à la fécondation par des pollens étrangers, les différents échantillons sur lesquels ont porté mes expériences se sont comportés sensiblement de la même façon. On est alors en droit de se demander si les nombreuses races culturales qui ont été décrites correspondent à des types stables et bien définis, ou bien à de simples variations dues au climat ou aux conditions de culture.

Les caractères qui servent à distinguer les différentes sortes

de Houblon sont de nature assez variée et, pour les passer en revue, on peut se placer à trois points de vue différents.

1° On peut se demander s'il existe des caractères pris exclusivement dans les cônes et permettant de définir avec précision la nature et l'origine des échantillons de Houblon tels qu'on les trouve dans le commerce; c'est un problème qui intéresse plus particulièrement les brasseurs et qui se pose pour le choix des Houblons qui doivent servir à la fabrication de la bière.

2° On peut chercher à définir des formes culturales par l'ensemble des caractères morphologiques ou biologiques des plantes femelles; cette façon de voir intéresse plus spécialement les planteurs et les met à même de reconnaître les sortes les plus avantageuses par la qualité ou la quantité de la récolte qu'elles peuvent fournir.

3° Enfin on peut se placer à un point de vue plus scientifique et se demander s'il existe des caractères héréditaires permettant de définir des espèces ou des variétés au sens botanique, et auxquels on puisse appliquer, dans le problème de l'amélioration des formes cultivées, les lois de l'hérédité et du croisement des espèces.

Caractères tirés de l'étude des cônes.

1° *Arome.* — C'est l'arome qui est peut-être le caractère le plus employé par les brasseurs pour apprécier la finesse et la valeur des Houblons. Non seulement ils apprécient la force plus ou moins grande de l'arome, qui correspond à une teneur plus ou moins élevée en lupuline, mais ils en apprécient aussi la qualité et classent les Houblons de différentes provenances d'après les caractères de cet arome qu'ils rapportent à des odeurs bien définies (odeur de pomme de reinette, odeur d'ail, etc.). La chimie de la lupuline est trop peu connue pour qu'il soit possible de donner une base plus scientifique et plus précise à ce caractère où le coefficient personnel joue malgré tout un rôle important. Gauthier et Guérin ont montré le peu de confiance qu'on doit avoir dans la méthode chimique des extraits, qui donne des résultats contradictoires selon le solvant ou selon l'élément dosé.

2° *Forme des cônes.* — La forme des cônes a été souvent con-

sidérée comme caractéristique des diverses sortes, et les planches de l'atlas de Braungart se rapportent uniquement à l'aspect extérieur des cônes. Mais la forme des cônes est variable même dans la récolte d'un seul pied et ne se prête pas à des mesures très précises; aussi a-t-on cherché à y substituer des caractères plus mesurables, en rapport direct avec la forme; telle est par exemple la longueur des entre-nœuds du cône ou, autrement dit, l'écartement des bractées sur le rachis.

Beckenhaupt (1900) estime que l'éloignement des points d'attache des bractées sur le rachis doit donner une mesure mathématique du degré de finesse des cônes. C'est également l'avis de Chodounsky (1900).

Gauthier et Guérin ont fait des mesures sur un grand nombre d'échantillons différents et ont montré que la longueur des entre-nœuds ne concorde que très grossièrement avec l'appréciation que font en général les brasseurs des diverses sortes de Houblon; cette méthode permet, par exemple, de distinguer les Houblons fins d'Allemagne des Houblons grossiers de Belgique, mais elle ne permet pas de classer les différentes sortes allemandes.

Nous avons vu que la longueur des entre-nœuds varie dans de larges limites selon que les cônes sont ou non fécondés et Beckenhaupt lui-même déclare qu'il est possible de modifier, par les conditions de nutrition, à la fois la finesse des cônes et l'écartement des bractées.

Le caractère en question ne peut donc servir que pour apprécier comparativement des échantillons de cônes de la même sorte, ou pour comparer des cônes de diverses sortes mais cultivés et récoltés dans les mêmes conditions; il ne peut servir à aucun degré pour définir de façon absolue telle ou telle sorte.

On pourrait en dire autant de toute méthode basée sur la taille des bractées ou la grosseur des cônes.

3° *Pourcentage des graines.* — J'ai montré, dans la deuxième partie de ce travail, qu'à l'heure actuelle aucun fait précis ne permet de supposer une formation des graines sans fécondation préalable. La présence ou l'absence de graines dans les cônes semble donc indiquer simplement des conditions plus ou

moins favorables à la fécondation ou la proximité plus ou moins grande des individus mâles.

Braungart avait déjà montré que d'une année à l'autre la proportion des graines varie beaucoup pour une même sorte de Houblon et la comparaison de mes propres observations de 1912 et de 1913 (tableaux V et VI), où le pourcentage moyen des graines passe de 66 p. 100 en 1912 à 13 p. 100 en 1913, conduit à la même conclusion.

Tout comme les précédents, ce caractère, qui joue un rôle très important dans l'appréciation des échantillons de Houblon, ne permet donc guère de comparer que des échantillons d'une même sorte, mais de provenances différentes.

Toutefois j'ajouterai quelques remarques que m'ont suggérées mes observations de 1913 et la comparaison du pourcentage de graines pour les diverses formes que je cultivais. Ce sont des observations fragmentaires et incomplètes, qui nécessiteront de nouvelles études, mais qui me paraissent néanmoins dignes d'être signalées dès maintenant.

Si l'on compare, par exemple, les individus provenant de Pfaffenhofen (Bas-Rhin, région à Houblons fins) aux individus provenant de Benfeld (Haut-Rhin, région à Houblons plus grossiers), on trouve que la proportion des graines est toujours infime pour les premiers, même lorsque la floraison est tardive, tandis que pour les autres elle atteint 30 p. 100 pour un pied tardif.

Des différences du même ordre peuvent être constatées pour les formes anglaises « Farnham Wite Bine » ou « Brambling », qui, à Bellevue comme à Bourg-la-Reine, en 1912 comme en 1913, ont toujours porté moins de graines que les « Early Bird » et surtout que les formes de Bourgogne dont la floraison s'est faite en même temps.

Enfin tous les Houblons sauvages ou ceux provenant directement de graines, qui ont fleuri à une époque favorable à la fécondation, ont en général une proportion de graines plus élevée que la moyenne.

Pour les « Pfaffenhofen », on peut encore remarquer que la proportion des akènes développés après pollinisation par le Chanvre est aussi très faible, 1 p. 100 au lieu de 37 p. 100 en moyenne.

Il est possible que chez les formes les moins fructifères, qui sont toutes d'anciennes formes cultivées et sont propagées depuis longtemps par boutures, il se produise une sorte de sénescence qui provoque un avortement des ovaires ou des déformations de l'ordre de celles que j'ai étudiées au chapitre II (fig 4). Ces anciennes formes cultivées seraient moins aptes à donner des graines; leur sénescence particulière disparaîtrait naturelle- par suite du rajeunissement par graines.

Il serait intéressant de faire une étude systématique de cette question sur le plus grand nombre possible de formes cultivées et d'étudier la proportion des graines obtenues à la suite de fécondations artificielles.

4° *Forme des bractées de protection.* — On sait que les cônes de Houblon se composent de deux sortes de bractées : les unes, à l'aisselle desquelles se trouvent les graines ou les ovaires (*Vorblatt* en allemand), qui portent aussi les glandes à lupuline, sont d'un vert plus pâle, et qu'on peut appeler *bractées fructifères* : les autres, moins nombreuses de moitié, qui recouvrent complètement les bractées précédentes et les ovaires au moment de la floraison, qui ne portent pas de glandes à lupuline, sont d'un vert plus foncé, et que j'appellerai *bractées de protection* (*Deckblatt*).

La forme de ces bractées est assez variable avec les différentes sortes de Houblons cultivés et WAGNER (1905) a mis en évidence toute l'importance de ce caractère dans son étude sur les Houblons de Bavière ; les planches XXXII et XXXIII de son travail sont particulièrement suggestives à cet égard. La forme de ces bractées, dont il est possible de donner une expression mathématique par le rapport de leur plus grande longueur à leur plus grande largeur, est susceptible de mesures biométriques qui vraisemblablement seraient du plus grand intérêt pour classer, d'après la structure des cônes, les différentes formes cultivées.

5° *Présence de feuilles dans les cônes.* — Je terminerai cet exposé des caractères tirés de la structure des cônes par quelques observations relatives à une anomalie qui, à mon avis, peut, dans certains cas, être utile pour apprécier des échantillons de Houblons.

Il arrive assez fréquemment qu'au milieu des cônes, entre les

bractées de protection, apparaissent des feuilles végétatives, qui sont parfois très nombreuses et très développées (fig. 23).

C'est une anomalie bien connue, signalée par MASTERS et étu-



Fig. 23. — Cônes feuillus du Houblon commun.

diée depuis par SORAUER (1886) et BEHRENS (1894) et dont BRAUNGART a donné de très belles figures.

Cette anomalie semble affecter plus particulièrement certaines sortes de Houblon cultivé, sur lesquelles elle apparaît assez régulièrement. BRAUNGART a montré que le Houblon de Saaz a une tendance très marquée à donner des cônes feuillus. En Bourgogne, les cônes feuillus caractérisent surtout les formes précoces, sur lesquelles on les trouve presque chaque année.

Mais on peut aussi rencontrer cette anomalie sur toutes les formes cultivées où elle se manifeste au cours de certaines années qui semblent plus favorables à sa production. BRAUNGART signale, par exemple, l'année 1882; j'ai moi-même remarqué la

fréquence des cônes feuillus dans la récolte de l'année 1911.

Quelle est la cause qui provoque le développement des feuilles au milieu des cônes?

Sorauer admet qu'elles se forment au cours des années humides dans les terrains bien fumés et riches en matières azotées; d'après lui, le développement des feuilles serait provoqué par une ascension extraordinaire d'eau et de matières nutritives dans les cônes.

Or l'anomalie était généralisée en 1911, année dont l'été a été particulièrement sec et chaud; elle était rare en 1912, année dont le mois d'août fut très humide. A mon avis, la façon de voir de Sorauer doit être un peu modifiée; l'apparition des feuilles dans les cônes peut toujours être mise en rapport avec une végétation plus active du Houblon au moment de la formation des cônes, et par suite à des conditions de nutrition plus favorables au développement de ces derniers.

Les sortes de Houblon où l'anomalie apparaît le plus fréquemment donnent des produits de bonne qualité, mais sont peu productives; quoiqu'elles aient un développement végétatif comparable à celui des autres sortes, elles forment moins de fleurs et par suite moins de cônes; la formation des cônes n'épuise pas les réserves de la plante, dont la végétation continue, et la nutrition des cônes se fait mieux.

J'ai pu remarquer, sur les formes précoces de Bourgogne, que les cônes qui se forment aux extrémités des tiges principales sont les plus développés, mais aussi les plus feuillus; ils sont portés par un pédoncule particulièrement gros par lequel une large nutrition est assurée.

Au cours des années où la formation des cônes feuillus se généralise, la floraison s'est faite en général dans des conditions défavorables et le nombre des cônes est inférieur à la moyenne; comme dans le cas précédent, la nutrition des cônes n'épuise pas la plante, et leur maturation s'effectue dans de meilleures conditions.

On conçoit alors que les causes qui provoquent l'apparition de feuilles dans les cônes assurent un développement plus complet des cônes et des glandes à lupuline; j'ai pu remarquer effectivement, sur les Houblons que je cultivais à partir de semis,

la richesse particulière en lupuline des cônes récoltés sur ceux où l'anomalie était le plus fréquente.

Il est indiscutable que lorsque l'anomalie est trop prononcée, elle entraîne une surcharge fâcheuse d'organes dépourvus de lupuline qui même peuvent donner un mauvais goût à la bière ; elle est alors nuisible.

Mais si l'anomalie reste assez discrète, elle peut au contraire constituer un indice certain de la bonne qualité des échantillons qui la présentent.

Caractères tirés des particularités de la végétation.

Outre les caractères tirés de la structure des cônes, les planteurs utilisent, pour définir les différentes sortes de Houblon, des particularités plus ou moins précises de leur végétation, entre autres : la productivité, la plus ou moins grande précocité, la coloration des tiges. L'étude de ces caractères sort un peu du cadre de ce travail et je ne ferai que les passer brièvement en revue.

1° *Productivité.* — Caractère très imprécis qui dépend essentiellement des conditions de culture ; les sortes les plus estimées sont en général aussi les moins productives ; les formes tardives sont en général plus prolifiques.

2° *Plus ou moins grande précocité.* — La floraison des Houblons s'échelonne, nous l'avons vu, depuis la mi-juin presque jusqu'à la mi-août. On a distingué des formes précoces dont les principaux types sont : les Houblons de Saaz, de Spalt, de Hallertau, en Bavière ; les Golding, Brambling, en Angleterre ; des formes semi-précoces : les Houblons de Auscha, Farnham ; enfin des formes tardives, ce sont les plus nombreuses : Houblons de Dauba, de Wurtemberg, d'Alsace, en Allemagne ; les Grape, Buss Golding, en Angleterre.

J'ai montré l'influence considérable que la diminution de l'éclairement peut avoir sur la durée de la période végétative du Houblon ; on constate également que, selon les conditions climatériques, les différences dans l'époque de floraison des formes précoces et tardives peuvent s'atténuer ou s'accentuer soit d'une région de culture à une autre région, soit même d'une année à l'autre dans la même région.

3° *Couleur des tiges ou sarments.* — Les tiges des Houblons des différentes sortes diffèrent entre elles par leur coloration : tantôt elles ont une coloration rougeâtre, très prononcée sur les jeunes pousses et qui persiste même sur les sarments âgés ; tantôt elles conservent toujours une teinte verte ou même blanc verdâtre. Il est à remarquer que sur les plantes à tige rouge, les feuilles ont toujours une teinte verte plus foncée, et que les bractées des cônes acquièrent aussi une coloration rougeâtre au début de leur développement.

Ce caractère permet de distinguer trois sortes de Houblons :

a) Houblons à sarments rouges ou rougeâtres ; cette catégorie, où se rangent les Houblons sauvages de nos pays, comprend surtout des formes précoces et semi-précoces (Spalt, Saaz, Golding, etc.) ; ils donnent en général des récoltes de bonne qualité.

b) Houblons à sarments verts ; ce sont des Houblons tardifs et de qualité plus grossière (Dauba, Buss Golding, etc.).

c) Houblons à sarments blanc-verdâtres, où se rangent surtout des formes anglaises (Farnham) ou belges.

Les caractères qui viennent d'être passés en revue sont loin de suffire pour définir toutes les formes cultivées. Aussi, en dehors des essais plus précis de Wagner pour les sortes bavaroises et de Percival (1902) pour les sortes anglaises, toutes les classifications qui ont été données jusqu'ici ne sont guère que des classifications géographiques, où les diverses sortes de Houblon ne se distinguent souvent que par la région où on les cultive.

L'espèce *H. Lupulus* est une espèce très homogène.

Beaucoup de formes cultivées dérivent les unes des autres par simple bouturage et apparaissent comme des variations de bourgeons. D'après Fruwirth, par exemple, les Houblons de Spalt ou de Auscha dérivent des Houblons de Saaz ; les Houblons australiens ou américains dérivent des Houblons anglais.

Parmi tous les caractères étudiés, y en a-t-il qui soient héréditaires et permettent de définir des espèces ou des variétés de Houblon ?

Tous ceux qui se rapportent à la structure des cônes (longueur des entre-nœuds, forme des bractées) s'expriment par des

moyennes et apparaissent comme des caractères d'individus; d'ailleurs ils traduisent une différenciation pour ainsi dire unilatérale, puisqu'elle n'intéresse que les individus femelles auxquels correspondent des mâles tous identiques; ces caractères ne peuvent donc définir des variétés.

Parmi les caractères se rapportant à la végétation, les uns sont des caractères physiologiques (productivité, précocité) et sont sous la dépendance étroite des facteurs externes: d'ailleurs des lots de graines récoltées sur des Houblons tardifs de Bourgogne m'ont donné des pieds femelles de précocité et de productivité très différentes.

Il ne reste que le caractère de coloration des sarments, lequel correspond à la présence ou à l'absence d'anthocyane et ne semble pas être non plus un caractère spécifique stable.

Le temps m'a manqué jusqu'ici pour faire à ce sujet des observations sur le Houblon commun; mais chez le Houblon japonais, la coloration des tiges et surtout des bractées fructifères varie aussi suivant les individus, et j'ai pu me rendre compte pour cette plante que ce caractère ne se conserve pas par hérédité, et que son apparition semble plutôt liée à une composition et à des réactions chimiques spéciales à chaque individu.

Dans l'ensemble, on voit donc que *chacune des formes cultivées ne semble correspondre qu'a un seul individu ou à un très petit nombre d'individus fragmentés à l'infini par bouturage.* En dehors de la variété orientale *H. cordifolius*, qui diffère de notre espèce indigène par la forme de ses feuilles, l'espèce *H. Lupulus* reste *très homogène* et les diverses formes cultivées ne sont que des individus peu différents les uns des autres.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Ce travail a pour objet d'étudier les problèmes qui se rattachent aux divers phénomènes de la reproduction sexuée chez les deux espèces du genre *Humulus* : *H. Lupulus* et *H. japonicus*.

I. — La *première partie* est consacrée à l'étude de l'apparition des fleurs et de la différenciation des éléments sexuels.

L'époque où apparaissent les fleurs dépend étroitement des facteurs externes, et les modifications de l'éclairement, par exemple, peuvent entraîner des variations considérables de la durée de la période végétative. Il est même possible de provoquer des floraisons progénétiques sur le Houblon japonais par la diminution de la durée de l'éclairement quotidien, condition qui provoque chez les plantes un appauvrissement des réserves.

Les espèces du genre *Humulus* sont normalement dioïques et les éléments sexuels se forment sur des individus différents; toutefois la réunion au moins apparente des deux sexes sur le même individu est relativement fréquente.

Dans la plupart des exemples de monœcie relatifs au Houblon commun, il est rare que les fleurs des deux sexes soient fertiles simultanément sur le même individu; la diœcie persiste en fait par suite de l'avortement des fleurs mâles nées sur des pieds femelles ou des fleurs femelles nées sur des pieds mâles.

En ce qui concerne le Houblon japonais, parmi les formes monoïques observées, quelques-unes ont apparu spontanément, mais la plupart se sont développées dans des conditions expérimentales bien définies, en particulier dans les cultures d'hiver, sur les inflorescences progénétiques, *où les pieds mâles étaient parfois transformés en plantes fonctionnellement monoïques, ou même en plantes presque exclusivement femelles.*

Au point de vue morphologique, toutes les inflorescences monoïques, aussi bien celles du Houblon commun que celles du Houblon japonais, tendent toutes vers un même type : une cyme bipare de fleurs mâles dont les divers rameaux se terminent par des chatons femelles, et cette forme d'inflorescence semble être une forme fondamentale pour le genre *Humulus*.

Les conditions qui déterminent chez le Houblon japonais la formation de plantes monoïques aux dépens d'un certain nombre de plantes mâles peuvent aussi provoquer, sur la majorité sinon sur la totalité des mâles, l'apparition dans les fleurs, d'organes femelles, stigmates ou carpelles stériles, substitués ou superposés aux organes mâles.

Les conditions qui peuvent déterminer de telles transformations sont en particulier celles qui diminuent la transpiration des plantes et, dans l'ensemble, toutes les conditions qui tendent à abaisser la pression osmotique. Il semble qu'un abaissement de la pression osmotique des plantes mâles puisse déterminer l'apparition de fleurs ou d'organes femelles, qu'un accroissement de la pression osmotique des fleurs femelles provoque, quoique beaucoup plus rarement, l'apparition d'organes ou de fleurs mâles.

II. — La *deuxième partie* est consacrée à l'étude de la fécondation et de la formation de l'embryon.

Divers auteurs ont admis l'hypothèse de la formation possible de graines chez le Houblon commun sans fécondation préalable. Aucun fait précis ne confirme cette hypothèse. Les variations du pourcentage des graines dans les cônes provenant de cultures d'où les pieds mâles sont exclus ne peuvent s'expliquer que par une fécondation à distance. D'ailleurs, les cônes rigoureusement isolés (de façon toutefois à ne pas nuire à leur croissance) n'ont jamais donné de graines.

Malgré l'absence de micropyle dans les ovules, le tube pollinique peut pénétrer à travers les tissus de l'ovaire jusqu'au sac embryonnaire où les deux anthérozoïdes sont déversés.

L'ovule du Houblon commun peut évoluer en graine sous l'action de pollens étrangers comme ceux de Chanvre ou de Houblon japonais, mais les graines ainsi formées ne renferment que des embryons irréguliers et abortifs.

L'action du pollen de Houblon japonais, plus que celle du pollen de Chanvre, présente les caractères d'une véritable fécondation.

Dans les deux cas, on peut constater que le pollen a germé et que le tube pollinique a cheminé à travers les tissus de l'ovaire jusqu'au sac embryonnaire où il a pénétré.

Mais alors que la fusion des gamètes se produit certainement et doit être assez générale dans le cas du Houblon japonais, elle est au contraire vraisemblablement bien peu fréquente dans le cas du Chanvre. Il semble parfois que le développement de l'embryon soit provoqué par simple contact du tube pollinique avec l'oosphère sans qu'il y ait fusion nucléaire.

III. — La *troisième partie* traite plus spécialement de la formation et de la constitution du fruit ou cône du Houblon commun.

La fécondation n'est pas nécessaire au développement du cône, mais elle en active la croissance.

Les différentes caractéristiques de la structure du cône qui servent à classer les sortes de Houblon, sont susceptibles de varier sous des influences diverses, et pas plus d'ailleurs que les caractéristiques de la végétation, elles ne peuvent suffire à définir des variétés de Houblon ; en conséquence, malgré les innombrables sortes de Houblon cultivé qu'on a décrites et figurées, l'espèce *H. Lupulus* n'en reste pas moins très homogène.

De cette étude, on peut enfin tirer des conclusions d'ordre plus général.

1° A propos du déterminisme du sexe, les expériences faites avec le Houblon japonais montrent qu'il est possible, dans des conditions expérimentales réalisables à volonté, de modifier, à partir de la germination, le sexe des plantes dioïques, mais que ces changements de sexe sont d'une part, limités à une assez faible proportion d'individus et, d'autre part, ne sont jamais complets ni définitifs.

2° Les phénomènes consécutifs à la pollinisation du Houblon commun par du pollen d'espèces très différentes établissent la possibilité chez les végétaux, de développements abortifs du gamète femelle, avec ou sans amphimixie, tout à fait comparables à ceux qui ont été observés après fécondation entre espèces ou genres différents d'Oursins ou de Batraciens et où l'arrêt de croissance est dû soit à l'absence de l'apport de substance chromatique mâle, soit à la formation d'une association chromatique par trop hétérogène.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1908. Amos (Salmon et). Voir Salmon.
1911. Arcikowsky. — Ueber die Poedogenesis bei den Pflanzen (*Bull. Jardin Imp. Bot. St-Petersb.*, XI, p. 1-7).
1911. Bataillon. — La parthénogenèse expérimentale des Amphibiens (*Rev. gén. Sc.*, XXII, p. 786).
1912. Bataillon. — La parthénogenèse des Amphibiens et « la fécondation chimique » de Loeb (étude analytique) (*Ann. sc. nat. Zool.*, 9e série, XVI, p. 256).
1900. Beckenhaupt. — Qualität und Quantität im Hopfenbrau. Weissenburg.
1894. Behrens. — Physiologische Studien über den Hopfen (*Flora*, LXXVIII, p. 361-398).
1907. Blaringhem (L.). — Mutations et traumatismes (*Bull. scient. de la France et de la Belgique*, série 6, I, p. 133).
1914. Blaringhem (L.). — Sur la production d'hybrides entre l'Engrain (*Triticum monococcum*, L.) et différents blés cultivés (*C. R. Acad. Sc. Paris*, CLVIII, p. 346-349).
1904. Boveri (Th.). — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.
1905. Boveri (Th.). — Zellstudien über die Abhängigkeit der Kerngrosse und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosenzahl der Ausgangszellen. Jena, 880 p.
1881. Braungart. — Die Varietäten des Hopfens aüf 26 photographischen Tafeln. Freising.
1901. Braungart (R.). — Das Hopfen aller hopfenbauenden Länder der Erde als Braumateriel nach seinen geschichtlichen, botanischen, chemischen, brautechnischen, physiologisch-medizinischen und landwirthschaftlich-technischen Beziehungen wie auch nach seiner Konservierung und Packung. Leipzig-München, 898 p.
1894 Briosi et Tognini. Intorno alla anatomia della Canapa (*Ist. Bot. Pavia*, N. S. III, p. 91-208).
1905. Brunotte (C.). — Sur une liane de Houblon hermaphrodite (*Rev. gén. Bot.* XVII, p. 109-115).
1869. Candolle (Alph. de). — Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, XVI, p. 29.
1913. Caullery (M.). — Les problèmes de la sexualité, Paris, p. 201.
1910. Combes (R.). — Détermination des intensités lumineuses optima (*Ann. Sc. nat.*, Série 9, t. XI, p. 74-254).
1904. Costerius. — Poedogenesis? (*Rec. des tr. bot. néerlandais*, I, p. 128-131).
1900. Chodounsky. — Der Hopfen. Prag. Ein beitrag zur Wertschätzung der Qualität.
1878. Eichler. — Blüthendiagramme, t. II, p. 60.
1894. Engler et Prantl. — Die natürlichen Pflanzenfamilien, III-I, p. 696.
1905. Fairschied. — (*Allegemeine Brauer und Hopfenzeitung*, n° 189, Samstag, 13 August 1904), d'après Brunotte.
1911. Figdor. — Uebergangsbildung von Pollen zu Fruchtblättern bei *Humulus japonicus* und deren Ursachen (*Sitzungber. kais. Ak. Wiss. Wien., Math.-nat.* Kl. CXX, p. 689-707).

1888. Fruwirth (C.). — Hopfenbau und Hopfenbehandlung, Berlin, 184 p.
1907. Fruwirth (C.). — *Idem.* 2e édition, Berlin, 185 p.
1862. Gasparrini (G.). — Ricerche sulla embriogenia della Canapa (*Atti. d. r. Acad. de Sc. fis. e mat.*, I, 1862).
1909. Gates (R.). — The Stature and Chromosomes of Œnothera Gigas De Vries (*Arch. für Zellforschung*, III, p. 525-532).
1912. Gauthier et Guérin. — A propos des expertises relatives au commerce des Houblons (*Annales de brasserie et de distillerie*, XV, p. 217-227 et 241-248).
1887. Giard. — La castration parasitaire (*Bull. scient. du Nord de la France*, XVIII, p. 23).
1894. Golenkin. — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen der Urticaceen und Moraceen (*Flora*, LXXVIII, p. 111).
1899. Gross (E.). — Der Hopfen in botanischer, landwirthschaftlicher und technischer Beziehung, sowie als Handelswaare, Wien, p. 255.
1912. Guérin (Gauthier et). — Voir Gauthier.
1883. Heyer. — Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechtes bei einhaüsigen und zweihaüsigen Pflanzen über Berücksichtigung des Geschlechtesverhältnisse bei den Tieren und den Menschen. Diss. Halle, p. 141.
1892. Holzner (Lermer et). — Voir Lermer.
1848. Irmisch (Th.). — Ueber die Inflorescenz der fruchttragenden Pflanze von *Humulus Lupulus* (*Bot. Zeit.*, VI, p. 793-799).
1884-1893. Krauss (K.). — Beobachtungen über die Kultur des Hopfens. Deutscher Hopfenbauverein. Bericht I-XIII (d'après Wagner).
1896. Kerner von Marilaum. — Pflanzenleben, 2e Auflage, Leipzig, II, p. 419.
1913. Leclerc du Sablon. — Sur les causes du dégagement et de la rétention de la vapeur d'eau par les plantes (*Rev. gén. Bot.*, XXV, p. 49-83 et 104-122).
1892. Lermer et Holzner. — Beiträge zur Kenntniss des Hopfens (*Zeitschrift für das gesammte Brauwesen*, XV.
1805. Lévy (Moreau et). — Voir Moreau.
1902. Massart (J.). — Sur la pollination sans fécondation (*Bull. du jardin botanique de l'État à Bruxelles*, I, p. 89-95).
1869. Masters (M.-T.). — Vegetable teratology, London, p. 193 et 435.
1865. Miquel. — *Ann. Mus. Lugd. bat.*, 2 p. 133.
1908. Modilewsky (J.). — Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren (*Flora*, XCVIII, p. 468).
1898. Molliard (M.). — De l'hermaphroditisme chez la Mercuriale et le Chanvre (*Rev. gén. bot.*, X, p. 320-334).
1905. Moreau et Lévy. — Traité complet de la fabrication des bières, Paris, p. 73.
1855. Nickles. — Houblon. Traduit de l'allemand de Erath, Paris, 130 p.
1897. Nypels (P.). — Notes de pathologie végétale (*Bull. de la Soc. roy. de Belgique*, XXXV, p. 274).
Neumann. — Berichte über die Ergebnisse der alljärlich in Berlin Hopfenausstellung (d'après Wagner).
1901. Percival (J.). — The Hop (*Humulus lupulus*) and its English varieties (*Journ. R. Agr. Soc.*, LXII, 67-95).
1859. Regel (E.). — Die Parthenogenesis in Pflanzenreich (*Mem. Ac. Imp. Sc. St-Peters.*, 7e série, I, Heft 2, p. 1-218).
Remy. — Berichte über die Ergebnisse der alljährlich in Berlin Hopfenausstellung (d'après Wagner).
1908. Salmon et Amos. — On the value of male hop (*Journal of the Institut of brewing*, XIV, p. 310).

1847. Siebold et Zuccarini. — Florae japanisae famili natur, II, p. 89.
1886. Sorauer. — Handbuch der Pflanzenkrankeiten. Marburg, I, p. 263.
1780. Spallanzani. — Dissertazioni di fisica animale e vegetale, Modena, II, p. 279.
1913. Sprecher. — Recherches sur la variabilité des sexes chez *Cannabis sativa* et *Rumex acetosa* (*Ann. Sc. nat.*, 9e série, XVII, p. 254-352).
1900-1904. Stambach. — Die Sortimentanlage in Oberhofen. Elsässische Hopfenzeitung (d'après Wagner).
1900. Strasburger. — Versuche mit dioïschen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung (*Biol. Centralblatt*, XX, p. 725).
1909. Strasburger. — Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie Parthenogenesis, und Reductionsteilung (*Histologische Beiträge*, Heft VII, Jena, p. 34).
1910. Strasburger. — Ueber geschlechtsbestimmende Ursachen (*Jahrb. für wiss. Bot.*, XLVIII, p. 429-507).
1887. Strebel. — Handbuch des Hopfensbaues. Stuttgart (d'après Wagner).
1908. Tischler (G.). — Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen (*Archiv. für Zellforschung*, I, p. 33-151).
1912. Tischler (G.). — Ueber die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Fruchten (*Jahrb. für wiss. Bot.*, LII, p. 1-75).
1894. Tognini (Briosi et). — Voir Briosi.
1909. Tournois (J.). — Sur quelques anomalies florales de *Humulus japonicus* (*Bull. du Mus. d'Hist. nat.* XVI, p. 331-332).
1911. Tournois (J.). — La parthénogenèse chez le Houblon. Observations et expériences sur le Houblon de Bourgogne (*Congrès pour l'avancement des Sciences*, Dijon, 1911, p. 488-490).
1911. Tournois (J.). — Anomalies florales du Houblon japonais et du Chanvre déterminées par les semis hâtifs (*C. R. Ac. Sc. Paris*, CLIII, p. 1017-1019).
1911. Tournois (J.). — Formation d'embryons chez le Houblon par l'action du pollen de Chanvre (*C. R. Ac. Sc. Paris*, CLIII, p. 1160-1162).
1912. Tournois (J.). — Influence de la lumière sur la floraison du Houblon japonais et du Chanvre (*C. R. Ac. Sc. Paris*, CLV, p. 297-300).
1912. Tournois (J.). — Anomalies sexuelles provoquées chez le Houblon japonais et le Chanvre par une diminution de la transpiration (*C. R. Soc. Biol.* LXXIII, p. 721-723).
1902. Tschermak. — Ueber den Einfluss der Bestaübung auf die Ausbildung der Fruchthüllen (*Ber. d. bot. Gesel.* XX, 7-16).
1913. Urbain (J.-A.). — Modifications morphologiques et anomalies florales consécutives à la suppression de l'albumen chez quelques plantes (*C. R. Ac. Sc. Paris*, CLVII, p. 450-452).
1905. Wagner (F.). — Die bayerischer Hopfensorten, ihre Enstehung, Verbreitung und Eigenschaften. Stuttgart, 90 p., 33 pl.
1907. Weitstein (R. von). — Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien, I, p. 225.
1844. Wydler. — Zur Kenntniss der Inflorescenz von *Cannabis*, *Humulus*, *Urtica* und *Parietaria* (*Flora*, XXVII, p. 735).
1851. Wydler. — Ueber die symetrische Werzweigung dichotomer Inflorescenzen (*Flora*, XXXIV, p. 434).
1896. Zelinka. — Die Veredelung der Hopfenpflanze (*Allegemeine Brauer und Hopfenzeitung*, 1896, p. 1961, d'après Braungart).
1898. Zinger. — Beiträge zur Kenntniss der weiblichen Blüten und Inflorescenzen bei Cannabineen (*Flora*, LXXXV, p. 189-258).
1847. Zuccarini (Siebold et). — Voir Siebold.

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE V

TROISIÈME PARTIE

LE FRUIT OU CONE DU HOUBLON CULTIVÉ

CHAPITRE VI

CHAPITRE VII

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE VI. — Influence de la diminution de l'éclairement quotidien sur la floraison du Houblon japonais (juillet 1912).

I. — Aspect comparé au 1er juillet de deux lots de plantes élevés respectivement de la façon suivante :

Lot A éclairé toute la journée.

Lot B éclairé seulement une partie de la journée (de huit heures du matin à deux heures du soir), toutes les autres conditions étant égales d'ailleurs.

Les plantes du lot B, quoique moins développées, sont presque toutes en fleurs, on distingue surtout les inflorescences mâles. Les plantes du lot A ne fleurissent encore pas.

II. — Une plante mâle isolée du lot B.

On remarque des fleurs mâles à partir du 3e nœud et aux extrémités des rameaux axillaires du 1er et du 2e nœud.

PLANCHE VII. — Grappe de cônes de la forme anglaise « Early Prolific » (août 1912).

Sur les pédoncules des cônes on remarque des fleurs mâles stériles, isolées ou par petites groupes.

PLANCHE VIII. — Pied mâle des cultures d'hiver 1912-1913 devenu monoïque (premier lot; pied no 5. 4 ; avril 1913).

Sur la tige principale, on voit des fleurs mâles à tous les nœuds à partir du 3e.

Sur un rameau axillaire du 1er nœud on voit des fleurs femelles et même des graines au 2e nœud et un chaton de fleurs femelles à l'extrémité.

PLANCHE IX. — Fleurs anormales développées sur des pieds mâles de Chanvre ou de Houblon japonais, dans les cultures d'hiver. Gr : 5.

I. — Chanvre. — A côté d'une étamine, on remarque un ovaire d'aspect normal, mais surmonté de 4 stigmates dont un plus fin.

II. — Chanvre. — Fleur dont les sépales sont enlevés, formée d'une étamine portant un appendice stigmatique et d'un ovaire rudimentaire surmonté de 2 stigmates dont un bifurqué.

III. — Chanvre. — Fleur femelle à 5 stigmates dont un plus fin.

IV. — Chanvre. — Deux fleurs femelles à 4 stigmates.

V. — Chanvre. — A côté d'une fleur pas encore ouverte, on distingue une fleur à 3 étamines au milieu desquelles surgissent 4 longs stigmates.

VI. — Chanvre. — Fleur à 5 sépales et 4 étamines au centre de laquelle se trouve une sorte de pistil portant 5 stigmates dont un plus petit; on peut remarquer une ouverture ronde qui subsiste au centre de ce pistil anormal.

VII. — Chanvre. — Fleur à 5 sépales et 4 étamines au centre de laquelle se trouve un pistil portant 4 paires de stigmates dont un très petit.

VIII. — Houblon japonais. — A côté d'une fleur mâle à 3 étamines, on remarque deux fleurs femelles à 2 stigmates d'apparence régulière.

IX. — Houblon japonais. — Fleur à 5 sépales au milieu desquelles se trouve une pièce formée de 5 étamines surmontées chacune d'un stigmate et soudées.

PLANCHE X. — Action comparée des pollens de Chanvre, Houblon japonais et Houblon commun sur l'ovule du Houblon commun.

I. — Embryon provenant de la pollinisation par le Houblon japonais. Développement maximum. Les cellules sont peu nombreuses, de grande taille, plus ou moins vacuolisées et dissociées. Pas d'albumen.

II. — Embryon provenant de la pollinisation par le Chanvre ayant atteint son plus grand développement. Embryon irrégulier sans aucune différenciation. Pas d'albumen.

III. — Embryon provenant d'une fécondation légitime et de taille voisine des embryons précédents; on remarque l'ébauche des cotylédons et la présence des cellules de l'albumen qui entourent l'embryon,

Grossissement dans les trois cas : 250.



II



I

Photo [illegible] — Phototypie Berthaud, Paris.

Influence de la diminution de l'éclairement quotidien sur la floraison du Houblon japonais.



Photo Tournois. Phototypie Berthaud, Paris

Grappe de cônes de la forme anglaise « Early Prolific ».



Photo Tournois. Phototypie Berthaud, Paris.

Pied mâle des cultures d'hiver 1912-1913 devenu monoïque (Houblon japonais).



I



II



III



IV



V



VI



VII



VIII

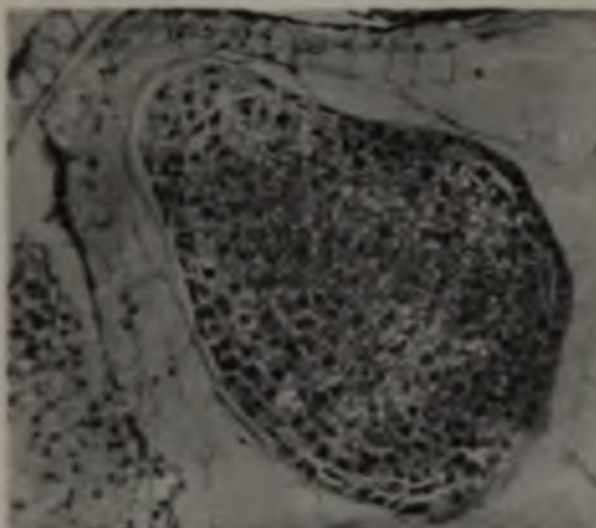


IX

Fleurs anormales développées sur les pieds mâles de Chanvre et de Houblon japonais, dans les cultures d'hiver



I



II

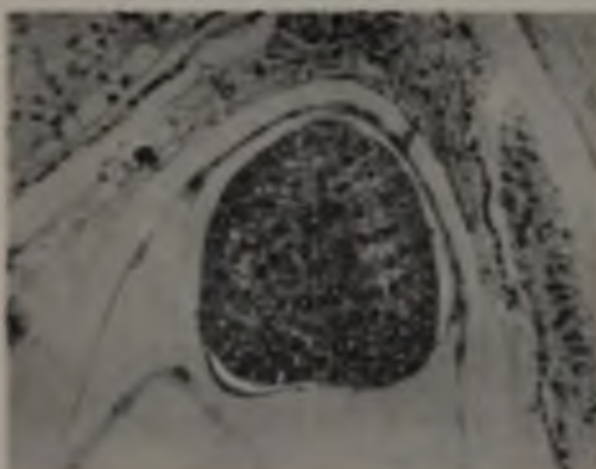


Photo Tournois. III Phototypie Berthaud, Paris.

Action comparée des pollens de Houblon japonais (I), Chanvre (II), et Houblon commun (III) sur l'ovule du Houblon commun.

RECHERCHES BIOLOGIQUES, MORPHOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES SUR LES LABIÉES A STOLONS SOUTERRAINS

Par M. CHAILLOT

INTRODUCTION

La famille des Labiées renferme, comme on le sait, des plantes dont la biologie est fort différente. On peut distinguer à ce point de vue :

1° Les Labiées annuelles;

2° Les Labiées vivaces au moyen de souches;

3° Les Labiées vivaces par stolons aériens ou souterrains;

4° Les Labiées sousfrutescentes ou arborescentes.

La biologie de chacun de ces groupes a été plus ou moins étudiée, mais jusqu'à présent aucun travail d'ensemble n'a été fait sur la biologie et la morphologie des Labiées à stolons souterrains. C'est cette question que je me suis proposé d'approfondir dans ces recherches.

Ce travail est divisé en trois chapitres :

Dans le premier j'ai étudié la biologie et la morphologie des espèces qui ont fait l'objet de mes observations; dans le deuxième leur germination; enfin, l'influence de la lumière, de l'obscurité et du sol sur les organes végétatifs des espèces étudiées a fait l'objet du troisième chapitre.

Dans les deux premiers j'ai examiné successivement les Labiées à stolons ne persistant qu'un an, les espèces présentant deux périodes végétatives dans une même année et enfin celles qui possèdent des stolons vivaces. La description de la biologie

et de la morphologie externe de chacune des espèces a été suivie d'une étude anatomique des régions particulières de chaque organe.

Chacun des chapitres est précédé d'un historique.

Ce travail a été fait à la Station de Biologie végétale de Mauroc.

Je tiens à remercier bien sincèrement ici M. le professeur A. Maige, directeur de la Station, pour les encouragements et les conseils éclairés qu'il n'a cessé de me prodiguer pendant mon séjour au Laboratoire.

CHAPITRE PREMIER

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE DES LABIÉES A STOLONS SOUTERRAINS

I. — HISTORIQUE

L'étude des Labiées a fait l'objet d'un grand nombre de travaux; les uns ont trait à la morphologie d'un ou de plusieurs organes, les autres à la biologie d'une espèce, quelques autres à l'anatomie. Le seul travail général qui ait été fait sur cette famille, tant au point de vue de la biologie que de la morphologie externe, est dû à Irmisch (1). Cet auteur étudie la plupart des espèces depuis la germination jusqu'à l'état adulte, mais il ne consacre que quelques lignes au mode de propagation de chacune d'elles.

D'autre part, ainsi que je l'ai déjà mentionné, celles de ces plantes qui possèdent des stolons souterrains n'ont donné lieu à aucun travail d'ensemble. Les observations que l'on trouve sur leur biologie sont disséminées dans plusieurs ouvrages.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE EXTERNE. — Une première distinction s'impose lorsqu'il s'agit des tiges souterraines; en effet, le terme rhizome est souvent employé pour les désigner toutes indistinctement. Kerner von Marilaun (2) a donné une classifi-

(1) Irmisch, *Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen*, Halle, 1856.
(2) Kerner von Marilaun, *Pflanzenleben*, 1888.

cation de ces rameaux souterrains : il a appelé rhizomes les tiges souterraines à feuilles écailleuses qui se développent comme des racines, et tiges rampantes celles qui sont minces, se ramifient dans le sol et atteignent une grande longueur. Ce sont ces dernières que j'ai appelées stolons souterrains.

Une première classification des organes souterrains avait été faite par A. Saint-Hilaire (1) ; les rhizomes y sont divisés en deux groupes : les rhizomes déterminés et les rhizomes indéterminés.

Irmisch (2) a suivi l'évolution de quelques rhizomes, mais d'une façon très sommaire.

Royer (3), après avoir indiqué que certains stolons souterrains pouvaient évoluer en stolons aériens a montré les divers caractères que peuvent présenter les tiges souterraines. Il a constaté que, pour une espèce donnée, l'allongement dans le sol se faisait toujours au même niveau et dans des conditions déterminées. Certains auteurs, entre autres Massart (4) et Dauphiné (5), ont cherché à généraliser cette loi, dite « loi de niveau ».

Maige (6) a étudié la biologie et la morphologie de plusieurs Labiées dont certaines telles que le *Stachys silvatica* possèdent des stolons souterrains et des stolons aériens.

Glück (7) a suivi la formation et l'évolution des bourgeons d'hiver dans les plantes aquatiques dont quelques-unes possèdent des stolons.

Un peu plus tard, dans son travail sur les plantes aquatiques, François (8) a étudié chez quelques Labiées le développement et la structure des stolons évoluant dans l'eau (*Mentha aquatica*, *Lycopus europæus*). Cet auteur attribue le renflement terminal qu'ils présentent à un excès de nourriture provenant de

(1) A. Saint-Hilaire, *Morphologie générale*, 1840.

(2) Irmisch, *Loc. cit.*

(3) Royer, *Flore de la Côte-d'Or*, 1881.

(4) Massart, *Comment les plantes maintiennent leur niveau souterrain*, Bruxelles, 1903.

(5) Dauphiné, *Quelques observations et expériences sur la loi de niveau appliquée aux rhizomes* (Bull. Soc. Bot. de France, 1903).

(6) A. Maige, *Recherches biologiques sur les plantes rampantes* (Th. de Paris, 1900).

(7) Glück, *Biologische und Morphologische Untersuchungen uber Wasser- und Sumpfgewächse* (Theil II, 1907).

(8) François, *Recherches sur les plantes aquatiques* (Th. de Paris, 1908).

l'apparition des racines sur la partie voisine. Avec Royer (1) et Lewackoffski (2), il a observé que la partie la plus âgée du stolon était d'un diamètre plus réduit que la région moyenne, et il pense que c'est le séjour dans l'eau qui a provoqué cette différence d'épaisseur.

Briquet (3), dans son travail sur les Labiées des Alpes-Maritimes, signale la présence des stolons chez quelques espèces et indique les caractères principaux de chacun d'eux.

Anatomie. — Vaupell (4), en étudiant l'anatomie, a trouvé que les rhizomes étaient caractérisés par un plus grand développement de l'écorce et un arrêt dans le développement du tissu conducteur.

Les différences anatomiques ont permis à Chatin (5) de considérer les rhizomes comme des organes intermédiaires entre la racine et la tige.

Kirchoff (6) a étudié la structure des différentes parties des plantes de la famille des Labiées, en cherchant à montrer que la structure du rhizome est presque semblable à celle de la tige aérienne.

Dans son travail sur l'anatomie de la Moschatelline, Van Tieghem (7) a montré nettement les différences entre le rhizome et la tige aérienne. Des différences analogues ont été signalées par Reinke (8), chez *Epipogon Gmelini* et *Corallorhiza*.

Hohnfeld (9) a indiqué la répartition des stomates sur les rhizomes.

(1) Royer, *Loc. cit.*

(2) Lewackoffski, *De l'influence de l'eau sur la croissance de la tige et de la racine de quelques plantes* (Mém. de l'Acad. impér. de Kazan, 1873).

(3) Briquet, *Les Labiées des Alpes-Maritimes* (1891-1895).

(4) Vaupell, *Untersuchungen über das peripherische Wachstum der Gefassbündel der dicotyledonen Rhizome*, Leipzig, 1855.

(5) Chatin, *Sur les caractères anatomiques des rhizomes* (Bull. Soc. Bot. de France, 1858).

(6) Kirchoff, *De Labiatarum organis vegetativis commentarium anatomico-morphologicum*, 1860.

(7) Van Tieghem, *Anatomie de la Moschatelline* (Bull. Soc. Bot. de France, t. XXVI).

(8) Reinke, *Zur Kentniss des Rhizoms von Corallorhiza und Epipogon* (Flora, 1873).

(9) Hohnfeld, *Ueber das Vorkommen und die Vertheilung der Spaltöffnungen auf unterirdischen Pflanzentheilen*, Kœnigsberg, 1880.

Costantin (1) a fait développer dans le sol des tiges aériennes, il a observé les modifications anatomiques qui en résultaient et a montré que les mêmes caractères se retrouvaient dans les rhizomes.

Rothert (2) a cherché les rapports entre l'épaisseur du cylindre central et celle de l'écorce dans les tiges aériennes et dans les tiges souterraines. Chez les Labiées il a étudié le *Lamium album* et le *Mentha sativa*.

En comparant la structure des régions florifères avec celle des parties végétatives, Nanke (3) et Klein (4), et un peu plus tard Laborie (5) ont trouvé des caractères différentiels importants.

L'anatomie comparée des rhizomes a fait l'objet d'un travail de Dauphiné (6) qui a étudié l'évolution des tissus conducteurs pendant la période de croissance souterraine et au cours du développement de la tige aérienne. Ses observations ont porté sur le *Lycopus europæus* et le *Teucrium Scorodonia* dans la famille des Labiées.

II. — OBSERVATIONS

Lycopus europæus.

Biologie et Morphologie externe. — Un pied de *Lycopus europæus*, examiné au printemps, montre une tige aérienne à croissance rapide et à ramification abondante. Au mois de juillet, lorsque l'appareil végétatif est complètement développé et que les fleurs commencent à apparaître, les bourgeons axillaires de la partie inférieure de la tige, qui sont très rapprochés les uns des autres, entrent en voie d'accroissement et donnent des

(1) Costantin, *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones* (Th. de Paris, 1883).

(2) Rothert, *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Differenzen im primären Bau der Stengelund Rhizome krautiger Phanerogamen* (Dorpat, 1885).

(3) Nanke, *Vergl. anat. Unters. uber Bau von Blüthen und vegetativen Achsen dicotyler Holzplanzen*, 1886.

(4) Klein, *Inaug. dissert.*, 1886.

(5) Laborie, *Recherches sur l'anatomie des axes floraux* (Thèse, 1888).

(6) Dauphiné, *Recherches sur les variations de la structure des rhizomes* (Thèse, 1906).

stolons d'aspect différent dont les uns prennent naissance dans le sol et les autres sur la base aérienne de la tige. Ces stolons sont tous plus ou moins ramifiés; leur évolution est assez rapide et s'achève à peu près à la fin du mois d'août (fig. 1, Pl. XI).

Les bourgeons qui se développent dans le sol donnent des stolons qui peuvent être, soit complètement souterrains, soit mi-souterrains, mi-aériens. Les premiers stolons qui apparaissent proviennent de bourgeons situés sur la partie souterraine aux nœuds les plus rapprochés de la surface du sol; ils se présentent sous l'aspect de rameaux qui se dirigent d'abord obliquement de bas en haut en faisant un angle d'environ 45° avec l'axe florifère, puis s'allongent de quelques centimètres dans cette direction, sortent du sol et enfin se recourbent brusquement vers la terre en s'y enfonçant de nouveau et en formant au-dessus d'elle une sorte d'arcade ; dans certains cas le changement de direction est moins rapide, la phase aérienne dure plus longtemps et le stolon s'étend horizontalement sur le sol, sur une longueur de 20 à 30 centimètres, en présentant alors une couleur pourpre, une croissance beaucoup plus rapide et des entre-nœuds plus allongés. Dans tous les cas, lorsque le bourgeon terminal a pénétré dans le sol, il continue à se développer de nouveau en stolon souterrain, puis, à l'approche de l'automne, la croissance diminuant, son extrémité se renfle en même temps qu'elle se redresse pour arriver au niveau du sol.

Les bourgeons qui se développent au-dessous du précédent subissent des courbes identiques mais de moins en moins accentuées à mesure que l'on s'éloigne de la surface du sol, de sorte que l'on rencontre finalement des stolons ayant une évolution complètement souterraine, mais avec une croissance identique à celle que nous venons de voir.

Si l'extrémité d'un stolon n'arrive pas à pénétrer dans la terre, toute la partie aérienne meurt pendant l'hiver.

Les bourgeons des deux ou trois nœuds aériens situés tout à fait à la base de la tige dressée donnent aussi quelquefois des stolons. Ces derniers apparaissent en général plus tardivement que ceux qui prennent naissance dans le sol ; ils sont plus grêles, mais leur accroissement est plus rapide, si bien qu'ils atteignent en définitive une longueur beaucoup plus grande.

Leur extrémité pénètre plus ou moins tardivement dans la terre et, à partir de ce moment, leur bourgeon se développe comme il a été dit précédemment.

Les bourgeons latéraux de la partie rampante aérienne se développent quelquefois; les rameaux qui en proviennent se dirigent alors immédiatement vers le sol où ils pénètrent.

Chaque stolon, quelle que soit son origine, débute par une partie mince qui occupe la longueur de deux ou trois entre-nœuds et dont le diamètre s'accroît pour rester ensuite à peu près constant sur toute sa longueur jusqu'au point où se redresse le bourgeon terminal renflé.

Les nœuds des stolons souterrains portent, au début, des feuilles écailleuses, déchiquetées sur les bords, et qui tombent rapidement. A côté du point d'insertion de chacune d'elles se trouvent les racines adventives : les premières qui apparaissent sont placées au-dessus du nœud sur les angles du stolon, elles sont donc au nombre de quatre ; puis, un peu plus tard, de nouvelles racines peuvent se développer, les plus grosses dans le voisinage des bourgeons, les plus petites sur les entre-nœuds.

La partie aérienne du stolon, lorsqu'elle ne possède qu'une petite longueur, ne présente également aux nœuds que des feuilles écailleuses; mais, si cette partie rampe longuement sur le sol, ces écailles se transforment peu à peu en feuilles vertes, semblables à celles de la tige dressée, quoique de dimensions plus restreintes. On trouve également des racines adventives fixant solidement cette partie au sol.

A l'automne, la tige florifère aérienne se flétrit et un peu plus tard la partie souterraine qui la prolonge disparaît ; les stolons auxquels elle a donné naissance se séparent du pied mère par la destruction de leur partie amincie, puis peu à peu le reste de chaque stolon disparaît également jusqu'à 5 ou 6 centimètres du renflement terminal. Cette partie qui reste vivante se couvre de racines abondantes aux nœuds ; pendant l'hiver son diamètre s'accroît et au printemps le bourgeon terminal se développe pour donner une nouvelle tige florifère.

Il arrive assez souvent que la partie souterraine d'une tige florifère reste vivante pendant deux années ; dans ce cas, les deux bourgeons situés au nœud le plus élevé se développent en

tiges aériennes florifères, et des autres nœuds partent des stolons offrant les mêmes particularités que ceux qui prennent naissance sur une tige d'un an.

D'autre part, le terrain dans lequel se développent les plantes influe beaucoup sur leur évolution. J'ai remarqué que dans un terrain meuble, les stolons sortent du sol et très souvent rampent à la surface sur une longueur de 50 à 60 centimètres, tandis que si le sol est compact les stolons restent souterrains et leur longueur ne dépasse guère 10 à 15 centimètres. Dans l'eau, au contraire, ils atteignent une longueur beaucoup plus grande.

Anatomie. — Dans un pied complet, il nous est facile de trouver trois régions distinctes :

1° la partie florifère;

2° la base de la tige aérienne ;

3° les stolons,

dont nous allons examiner successivement la structure.

1° Dans la hampe florifère l'épiderme est caractérisé par de nombreux poils, l'écorce est très réduite et les angles sont occupés par des massifs collenchymateux; les formations secondaires sont peu développées aux endroits où se trouvaient les faisceaux primaires ; dans l'intervalle elles n'existent pas, car le péricycle est sclérifié ; des fibres péricycliques sont placées aux angles et la moelle est très lacuneuse (fig. 1, Pl. XIV).

2° Une coupe transversale faite dans la tige, immédiatement au-dessus du niveau du sol, montre un épiderme souvent aplati et presque sans poils, une écorce très épaisse possédant de nombreuses et grandes lacunes et dépourvue de collenchyme dans les angles; le péricycle présente des amas de fibres scléreuses en face des faisceaux libéro-ligneux primaires ; le liber secondaire n'a que 4 ou 5 assises de cellules, le bois est épais et formé de vaisseaux à petite ouverture ; on ne trouve de vaisseaux de grand diamètre qu'aux angles où existaient les faisceaux primaires, la moelle offre une grande lacune centrale.

3° Dans le stolon il nous faut étudier la structure :

a) de la région mince ;

b) — — souterraine qui lui fait suite;

c) de la région aérienne;
d) — — souterraine précédant le renflement terminal;
e) du renflement terminal.

a) Le premier entre-nœud placé près de l'origine possède un épiderme avec quelques poils; l'écorce épaisse montre de nombreuses lacunes, le collenchyme manque, le péricycle scléreux a plusieurs assises en face des faisceaux primaires, le liber est peu développé et ne comporte que 3 ou 4 rangées de cellules, le bois secondaire est formé par 4 ou 5 assises de vaisseaux de petit diamètre, la moelle a une grande lacune central e

b) Dans la région souterraine qui suit, et qui est un peu plus grosse, les lacunes sont moins nombreuses et les formations secondaires sont plus accentuées.

c) La structure de la partie aérienne ne diffère guère de la précédente que par la plus grande quantité de poils portés par l'épiderme.

d) La partie souterraine suivante reprend les caractères du stolon décrit en *b*.

e) Enfin le renflement terminal possède une écorce formée de petites cellules pressées les unes contre les autres, sans méats; le bois et le liber sont peu développés, mais la moelle, sans lacune centrale, occupe la plus grande partie de la coupe.

Le renflement du bourgeon terminal, que nous avons signalé, a été observé par Dauphiné (1) et considéré par cet auteur comme étant la conséquence d'une nutrition abondante produite par la formation de racines adventives au moment de sa différenciation. Cette hypothèse ne peut, à notre avis, être admise, car nous avons toujours observé que les bourgeons terminaux renflés apparaissaient à la fin de l'été à un moment où les racines font complètement défaut dans cette région. Il me paraît plus probable que ce développement particulier du bourgeon est en relation avec l'accumulation de réserves nutritives; il est facile, en effet, d'y déceler par les méthodes microchimiques ordinaires l'existence d'une grande quantité de saccharose à l'intérieur des cellules de la moelle et de

(1) Dauphiné, *Loc. cit.*

l'écorce. Dans les autres parties du stolon on trouve des réserves analogues mais en quantité beaucoup moindre; dans la tige dressée, il y en a un peu à la base, et dans la partie florifère la saccharose fait presque complètement défaut.

L'absence de collenchyme dans le stolon et à la base de la tige aérienne, la grande épaisseur de l'écorce, le développement plus accentué des formations secondaires permettent de rapprocher la structure de ces deux organes (1).

Les résultats de cette étude peuvent se résumer ainsi :

1° L'évolution complète des stolons comprend 3 stades :

a) un redressement du stolon qui sort du sol et devient aérien ;

b) une courbure, puis une inclinaison vers le bas suivie de pénétration dans le sol et accompagné du développement de racines adventives aux nœuds ;

c) un redressement du bourgeon terminal qui en même temps se renfle et où s'accumulent des réserves nutritives.

Un certain nombre de stolons ont une évolution abrégée et débutent directement au deuxième stade et même au troisième en restant complètement souterrains.

2° La structure du stolon est à peu près la même sur toute sa longueur et rappelle par beaucoup de caractères celle de la base végétative de la tige aérienne.

Stachys silvatica.

Biologie et Morphologie externe. — La tige florifère très ramifiée porte à sa base des stolons de plusieurs espèces :

1° Des stolons aériens ;

2° Des stolons à origine souterraine et devenant ensuite rampants à la surface du sol;

3° Des stolons à origine souterraine devenant aériens sur une certaine longueur et pénétrant de nouveau dans le sol ;

4° Des stolons complètement souterrains.

(1) L'extrémité d'un stolon ayant végété deux années montre une enveloppe subéreuse très nette et un bois secondaire beaucoup plus développé que dans la tige d'une année; toutefois il est impossible d'observer la limite entre les formations des deux années, car le bois d'automne est semblable au bois de printemps.

Les stolons aériens qui proviennent de bourgeons situés au niveau ou au-dessus du sol se développent à des époques différentes, mais le plus souvent au mois de juin ou juillet. Ils ont d'abord une direction oblique, puis deviennent rampants horizontalement, leur croissance est rapide, ils atteignent en général de 40 à 50 centimètres de longueur ; à ce moment leur extrémité se redresse et donne des fleurs (fig. 6, Pl. XI).

Ces rameaux portent des feuilles identiques à celles de la tige dressée et des racines peu nombreuses et très peu développées, localisées aux nœuds. Quelques-uns d'entre eux peuvent se développer tardivement et dans ce cas ils fleurissent en automne ou portent des fleurs avortées. Les entre-nœuds, très longs au début, diminuent progressivement de longueur jusqu'à la région florifère et présentent un diamètre plus petit près de l'origine que vers le milieu. Les bourgeons axillaires de ces stolons se développent généralement en donnant des rameaux rampants, peu allongés, qui disparaissent pendant l'hiver.

Les bourgeons souterrains de la tige principale donnent naissance à des stolons qui évoluent de la façon suivante :

Au début de son développement le rameau possède une direction oblique semblable à celle d'un stolon aérien, puis au moment où il arrive à la surface du sol il s'allonge en une tige rampante généralement très longue, pouvant atteindre $1^{m},50$ à 2 mètres. La partie souterraine porte aux nœuds des feuilles écailleuses d'un centimètre de longueur environ et terminées par une petite masse renflée de teinte jaune ou rougeâtre qui remplace le limbe. Les feuilles de la région aérienne sont bien développées. Aux nœuds se trouvent des racines longues et nombreuses dans la partie souterraine, mais en quantité beaucoup moins grande sur la partie rampante ; sur les rameaux âgés des racines apparaissent sur les entre-nœuds. Comme dans le premier cas, on remarque que dans un stolon la partie située vers l'origine est la plus mince. La ramification est abondante surtout dans la partie souterraine et chacun des rameaux évolue comme s'il prenait naissance sur le pied mère.

A l'automne l'extrémité du stolon se renfle et le bourgeon terminal se redresse, il est entouré de feuilles bien développées

qui le protégeront pendant l'hiver; des racines adventives apparaîtront ensuite sur la courbure et fixeront le bourgeon au sol.

Dans la troisième espèce de stolon, le début de l'évolution est semblable à celui que nous venons de décrire, mais lorsque le rameau a rampé sur une longueur de 10 à 15 centimètres il se recourbe vers le sol et pénètre à l'intérieur. Les deux régions souterraines offrent le même aspect, avec des feuilles écailleuses et des racines aux nœuds; la partie aérienne a des feuilles beaucoup moins développées que si l'axe était resté aérien sur toute sa longueur.

A l'automne, le bourgeon terminal se recourbe et sort du sol, il se présente sous le même aspect que celui que l'on trouve à l'extrémité d'un stolon aérien.

Enfin, nous trouvons aussi aux nœuds souterrains les plus bas de la tige dressée, des stolons qui évoluent complètement dans le sol; chez quelques-uns on observe au début du développement des courbures identiques à celles que nous avons vues précédemment, mais chez ceux qui prennent leur origine plus profondément dans le sol, les courbures ne sont pas visibles. Ces stolons redressent leur extrémité à l'automne et donnent, à la surface du sol, des bourgeons protégés qui passeront l'hiver à l'état de vie ralentie et qui, au printemps, se développeront en tiges aériennes florifères.

A la fin de l'été la tige aérienne se flétrit et pendant l'hiver elle disparaît complètement avec tous les stolons ayant une origine aérienne; seuls les stolons ayant pris naissance dans le sol persistent pendant l'hiver. Au printemps suivant, les bourgeons terminaux se développent et la partie qui les relie à l'axe primitif, maintenant desséché, reste vivante pendant toute l'année et disparaîtra seulement au moment où la tige florifère qui le termine sera complètement développée. On a donc, partant d'un même point, plusieurs axes qui se terminent tous par des tiges dressées florifères.

Anatomie. — Nous étudierons successivement la structure de l'axe florifère, de la base végétative de la tige aérienne et des stolons.

Dans la tige florifère, l'épiderme (fig. 1, A) porte de nom-

breux poils, l'écorce est très mince et formée de 3 ou 4 assises de cellules très petites; les angles font saillie à l'extérieur et sont complètement occupés par du collenchyme; le péricycle présente de distance en distance et en face des faisceaux primaires des cellules scléreuses le plus souvent isolées, quelquefois aussi groupées par 2 ou 3 placées côte à côte. Les formations secondaires n'existent qu'à la place des faisceaux primaires, car, dans les intervalles, l'assise périmédullaire et le péricycle sont sclérifiés; la moelle est assez développée.

La base de la tige aérienne montre un épiderme (fig. 1, B) avec quelques poils ; l'écorce est formée de 5 ou 6 assises de cellules aplaties, sans méats, le collenchyme forme des amas peu volumineux dans les angles, le péricycle offre les mêmes caractères que précédemment. Le liber est peu développé; par contre, le bois secondaire a pris une grande extension ; dans les angles on trouve de nombreux vaisseaux de grand diamètre, tandis que sur les côtés le bois est surtout formé de petits vaisseaux. La moelle est bien développée.

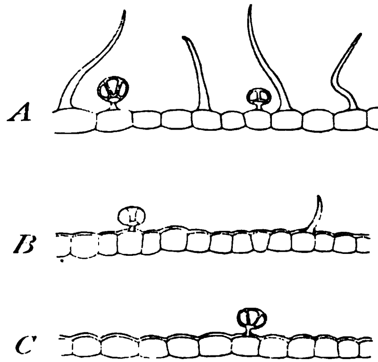


Fig. 1. — *Stachys silvatica.* — Epiderme : A, de la région florifère; B, de la base de la tige aérienne; C, d'un stolon souterrain.

Dans le stolon d'origine aérienne nous avons deux régions bien distinctes :

1° Près de l'origine, sur une coupe transversale, on observe une structure identique à celle de la base de la tige dressée, avec un épiderme muni de quelques poils, des cellules corticales sans méats, de petits amas collenchymateux dans les angles et un bois secondaire très développé.

2° Dans la partie dressée florifère nous retrouvons la structure de la tige florifère principale caractérisée par ses nombreux poils, son écorce très mince, son collenchyme abondant et l'absence de formations secondaires dans l'intervalle des faisceaux primaires.

Le stolon prenant naissance dans le sol offre, pour chacune

des régions qui le composent, à peu près la même structure : l'épiderme est presque dépourvu de poils (fig. 1, C), l'écorce est plus épaisse que dans les coupes précédentes, le collenchyme est peu développé dans les angles, cependant il forme des massifs un peu plus volumineux dans la partie aérienne, le péricycle est semblable à celui que nous avons vu, le liber et le bois secondaires sont assez développés (4 à 6 assises), le bois formé de vaisseaux de petit diamètre ; la moelle est très développée.

Par la petite quantité de poils épidermiques, la réduction du collenchyme, l'épaisseur de l'écorce et le développement des formations secondaires, la structure de la base végétative de la tige dressée et celle du stolon offrent beaucoup de similitude.

En résumé, nous trouvons deux variétés de stolons ayant une évolution complètement différente :

1° Les stolons aériens florifères offrant 3 stades dans leur développement :

a) un stade oblique correspondant à la croissance d'un rameau aérien ordinaire ;

b) un stade rampant ;

c) un redressement avec extrémité florifère ou à fleurs avortées.

2° Les stolons végétatifs d'origine souterraine dont l'évolution la plus complète comprend 4 stades :

a) un stade oblique avec sortie sur le sol ;

b) un stade aérien rampant horizontalement ;

c) un stade souterrain provenant de la courbure du rameau et de sa pénétration dans le sol ;

d) un redressement vertical du bourgeon terminal qui vient, dans tous les cas, affleurer à la surface du sol.

Certains de ces stolons présentent une évolution abrégée par suppression du stade *c*.

3° Les stolons ayant une évolution complètement souterraine présentent un développement analogue au précédent, mais avec suppression du stade aérien ; certains d'entre eux ont une évolution abrégée et s'allongent directement en rameaux horizontaux souterrains dont le bourgeon terminal se redresse ensuite à son extrémité.

Les caractères anatomiques du stolon d'origine aérienne sont les mêmes que ceux de la tige dressée, et le stolon prenant naissance dans le sol conserve sur toute sa longueur les particularités de la structure de la base végétative aérienne.

Stachys palustris.

Biologie et Morphologie externe. — Le *Stachys palustris* donne au printemps une tige dressée qui, pendant l'été, porte des fleurs. Sur cette tige nous trouvons, dans toute la partie supérieure, des rameaux aériens, les uns florifères, les autres végétatifs. Au-dessous de ces rameaux, la région aérienne porte des bourgeons axillaires qui évolueront de façon différente suivant les conditions dans lesquelles ils seront placés : si la plante est dans l'eau, ils donneront des stolons ; si elle croît sur la berge, ils donneront des rameaux aériens ou ne se développeront pas. Enfin sur la partie souterraine apparaîtront des stolons.

Si nous examinons un pied dont la base de la tige végétative est recouverte par l'eau pendant toute son existence, nous trouverons des stolons de plusieurs sortes : d'abord des stolons se développant au-dessus du niveau de l'eau, puis des stolons aquatiques, et enfin des stolons souterrains (fig. 4, Pl. XI).

Les stolons d'origine aérienne se développent en général plus tardivement que les autres ; au début ils ont une direction oblique de bas en haut, c'est-à-dire qu'ils ont la même orientation que les autres rameaux aériens, mais on remarque que les feuilles qu'ils portent sont écailleuses ; il ne s'allongent que de 3 ou 4 centimètres, puis se recourbent en sens inverse en plongeant dans l'eau. Dans toute la partie aérienne, qui est généralement réduite, les stolons ont une coloration verte, sont de petit diamètre et les entre-nœuds sont courts. Aussitôt que le bourgeon terminal est en contact avec l'eau, il s'accroît très rapidement, commence par se renfler, puis s'allonge et donne alors un stolon aquatique dont le diamètre est quelquefois triple de celui de la partie aérienne, avec des entre-nœuds atteignant 10 à 15 centimètres. Pendant son parcours dans l'eau il conserve sa coloration verte, sa direction est horizontale ou oblique ; en

général il rampe sur le fond du lit du cours d'eau et l'extrémité pénètre dans la vase.

Ce stolon peut s'allonger et atteindre de grandes dimensions. A l'approche de l'automne, lorsque l'axe principal ne possède plus de fleurs, on observe, à l'extrémité du stolon qui est souterrain, une diminution dans la rapidité de croissance, les entre-nœuds n'atteignent plus qu'un centimètre de longueur au maximum, en même temps que se forme un renflement volumineux s'étendant sur une longueur de 15 et quelquefois de 20 centimètres. L'extrémité de ce renflement est tournée vers la surface du sol et le bourgeon terminal arrive quelquefois en contact avec l'eau. Les nœuds portent des feuilles écailleuses triangulaires, peu développées dans la partie souterraine et possédant quelques dentelures sur la région aquatique et aérienne. Les racines apparaissent tardivement, elles se montrent de préférence dans la région aquatique où elles peuvent atteindre 10 à 15 centimètres de longueur (fig. 2); la région souterraine en est généralement dépourvue; elles prennent naissance à chaque nœud, au nombre de quatre le plus souvent, une sur chaque angle du stolon. On observe rarement la formation de racines adventives sur les entre-nœuds, cependant il peut s'en développer; dans ce cas, elles apparaissent isolément sur les angles.



Fig. 2. — *Stachys palustris.* — Fragment de stolon montrant l'origine des racines.

Les stolons qui prennent naissance dans l'eau n'offrent que d'une manière très atténuée la courbure que nous avons indiquée au début, quelquefois même celle-ci n'est pas visible et le stolon évolue de suite horizontalement; le reste du développement est semblable à celui que nous avons observé dans le cas précédent. Très souvent ces stolons ne sont pas ramifiés.

Les bourgeons d'origine souterraine, bien que ne montrant pas de courbure géotropique, peuvent devenir aquatiques par suite de la dénivellation du lit du cours d'eau et évoluer comme tels, ou bien présenter un développement souterrain. Dans ce cas ils prennent généralement naissance tout à fait à la base

de la tige principale; ils débutent par une direction oblique de haut en bas et s'enfoncent dans le sol mais peu profondément, puis la direction change, l'allongement est horizontal et à l'extrémité apparaît le renflement. Ces stolons sont moins longs que ceux qui évoluent dans l'eau et sont plus ramifiés. Chaque rameau débute par une partie mince très courte à laquelle fait suite un renflement terminal moins volumineux que celui du bourgeon de l'axe principal.

Il arrive très souvent que le *Stachys palustris* se développe sur la rive à une certaine distance de l'eau. Dans ce cas, il ne se forme que des stolons aériens et des stolons souterrains. Les stolons aériens ne prennent naissance que lorsque la tige est recouverte par l'eau au moment d'une crue ; on n'observe point chez eux de courbure comme chez les stolons d'origine aérienne que nous avons vus précédemment; ils évoluent en effet comme des stolons aquatiques; d'ailleurs ils sont dirigés vers l'eau dans laquelle plonge leur extrémité.

Les stolons souterrains sont identiques à ceux que nous connaissons, cependant ils sont moins longs.

A une assez grande distance de l'eau, sur la berge, on trouve parfois des pieds de *Stachys palustris* croissant dans un terrain presque sec ; la base de la tige n'est en contact avec l'eau qu'au moment des fortes crues, une ou deux fois par an. La tige aérienne est alors en général moins développée que celle des pieds vivant dans l'eau, les fleurs sont moins nombreuses et quelquefois même font défaut. La base de la tige ne donne naissance qu'à des stolons souterrains. Chacun d'eux débute par une partie mince atteignant 10 à 15 centimètres, à entre-nœuds courts, puis on trouve immédiatement après la partie renflée terminale. Cette région est assez souvent horizontale, mais j'ai trouvé quelques échantillons dans lesquels une courbure s'était effectuée au point où débutait le renflement, de sorte que la direction était verticale. Sur toute la longueur de ces axes souterrains on n'observe pas de racines.

Pendant l'hiver la tige aérienne disparaît ainsi que la partie souterraine de l'année précédente. Les stolons de nouvelle formation meurent jusqu'au renflement terminal. Des racines adventives se sont développées à la fin de l'automne et, au prin-

temps suivant, le bourgeon terminal, dont l'extrémité est dirigée vers la surface du sol, évolue en tige aérienne, florifère le plus souvent, mais quelquefois stérile, comme nous l'avons vu lorsque la plante végète dans un terrain privé d'humidité.

Anatomie. — Nous avons à examiner la structure de l'axe florifère, de la base de la tige aérienne et du stolon.

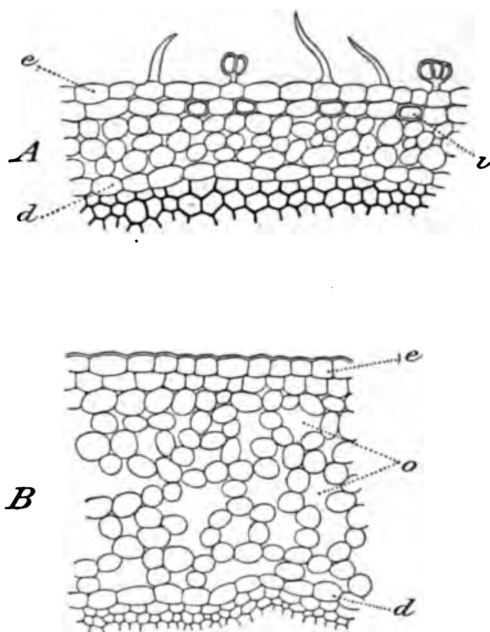


Fig. 3. — *Stachys palustris*. — A. Épiderme et écorce de la région florifère. B. Épiderme et écorce de la base de la tige aérienne — *e*, épiderme — *i*, cellules à parois épaissies — *d*, endoderme — *o*, lacunes.

La tige florifère (fig. 3, A) offre un épiderme formé de cellules à poils nombreux, l'assise sous-épidermique a des cellules scléreuses en certains points; l'écorce, peu épaisse, présente quatre assises de cellules laissant entre elles de nombreux méats; les angles sont occupés par des massifs collenchymateux. Le péricycle a des îlots de fibres scléreuses en face des faisceaux primaires; les formations secondaires sont bien développées dans les angles, l'assise génératrice s'étend latéralement mais incomplètement d'un faisceau à un autre voisin, car l'assise périmédullaire est lignifiée ainsi que le péricycle: la moelle est remplacée par une grande lacune.

Dans la base de la tige aérienne (fig. 3, B) l'épiderme est dépourvu de poils et la membrane externe des cellules est légèrement épaissie. Dans l'écorce, plus épaisse que dans la coupe précédente, le collenchyme fait complètement défaut, les cellules cylindriques laissent entre elles de nombreux méats et, de distance en distance, de véritables lacunes aérifères; le péricycle a des îlots scléreux peu nombreux en face des faisceaux

primaires. L'assise génératrice est continue : dans les angles elle a donné du bois et du liber secondaires bien différenciés. mais sur les côtés le bois secondaire est dépourvu de vaisseaux, et le liber secondaire n'est que peu développé. Au milieu de la moelle se trouve une grande lacune centrale.

Dans le stolon, nous avons à examiner la région aérienne, la région aquatique et la région souterraine.

Une coupe dans le stolon aérien, près de l'origine, montre un épiderme sans poils ; l'écorce présente en son milieu de grandes lacunes, le collenchyme manque, le péricycle renferme quelques amas fibreux comme dans les coupes précédentes, l'assise génératrice continue n'a formé qu'une assise ou deux de liber secondaire sur les côtés comme dans la base de la tige aérienne.

Dans la partie aquatique la structure est à peu près semblable à la précédente, elle n'en diffère que par la présence d'une petite quantité de collenchyme dans les angles et par l'absence de fibres péricycliques.

Le renflement terminal du stolon a une forme cylindrique, l'épiderme ne porte pas de poils, l'écorce est formée de cellulles arrondies ne présentant que de petits méats, il n'y a pas de collenchyme, le péricycle n'a pas de fibres et le tissu conducteur est uniquement de formation primaire. La moelle a un développement exagéré et ne présente pas de lacune sauf dans la partie la plus âgée où la moelle commence à se résorber.

Le grossissement du bourgeon terminal est dù à l'emmagasinement de réserves, on y trouve en effet une grande quantité de saccharose dans l'écorce et dans la moelle.

Cette étude peut se résumer ainsi :

1° L'évolution complète du stolon passe par trois stades :

a) un développement aérien oblique de bas en haut ;

b) un allongement horizontal avec pénétration dans le sol ;

c) un stade de renflement avec redressement de toute la partie renflée ou simplement du bourgeon terminal.

Le premier stade tend à disparaître à mesure que l'on se rapproche de la partie la plus âgée de l'axe principal, si bien que les stolons qui naissent le plus profondément sur la partie souterraine débutent au deuxième stade.

2° L'examen de la structure anatomique des diverses parties

de la plante, montre que le stolon se rapproche de la base de la tige aérienne. Ces deux organes se ressemblent par l'absence de poils épidermiques, le manque de collenchyme, l'épaisseur de l'écorce et le fonctionnement de l'assise génératrice.

Scutellaria galericulata.

Biologie et Morphologie externe. — Pendant l'été la tige principale dressée se développe et se ramifie, elle porte des fleurs ainsi que presque tous les rameaux.

A mesure que l'on se rapproche du sol on voit que les ramifications perdent peu à peu leur géotropisme négatif ; celles qui se développent à environ dix centimètres de la surface du sol ont d'abord une direction oblique, puis leur extrémité se recourbe, devient rampante, et enfin des fleurs apparaissent sur cette partie. Il est à remarquer que l'on n'observe pas de racines adventives sur la région rampante.

L'axe principal se continue dans le sol par le stolon de l'année précédente dont la partie conservée atteint quelquefois 30 et 40 centimètres, mais dans d'autres cas ne possède que 4 à 5 centimètres de longueur.

Les stolons prennent naissance sur cette partie souterraine et aussi tout à fait à la base de la tige aérienne (fig. 3, Pl. XI). Ceux qui se développent un peu au-dessus du niveau du sol ont une couleur pourprée, ils sont grêles et se dirigent immédiatement vers le sol où ils pénètrent aussitôt que leur extrémité a trouvé un interstice pour se loger. Leur croissance aérienne est très lente, mais lorsqu'ils sont sous terre ils s'allongent plus rapidement en décrivant en général de nombreuses sinuosités. Ces stolons sont ramifiés. Les nœuds portent des feuilles écailleuses très petites, accolées à la tige, à peine visibles, et cachant complètement le bourgeon elles ne s'écartent que lorsque ce bourgeon se développe. Les racines sont exclusivement localisées aux nœuds ; elles débutent au nombre de deux, situées entre les feuilles écailleuses, et apparaissent tardivement, à la fin de la croissance en longueur du stolon ; plus tard il peut s'en développer d'autres, mais toujours placées aux nœuds. Le bourgeon terminal, très petit, est excessivement délicat.

Les bourgeons de la partie souterraine de l'année précédente peuvent se développer aux divers nœuds en stolons souterrains, leur évolution est semblable à celle des bourgeons de la base de la tige aérienne. Les stolons s'allongent en pénétrant dans le sol quelquefois jusqu'à 10 ou 15 centimètres de profondeur, puis le bourgeon terminal se redresse mais reste au-dessous de la surface du sol. A partir du point où s'est effectuée cette courbure, le stolon présente un diamètre un peu plus grand. Le développement complet des stolons n'est achevé qu'au mois d'octobre ou de novembre.

Pendant l'hiver la tige aérienne florifère meurt ainsi que la partie souterraine de l'année précédente. A l'été suivant, le bourgeon terminal du stolon évolue en tige florifère et le cycle recommence. La partie souterraine reste vivante jusqu'à l'hiver suivant, elle ne fait que se séparer de la partie la plus âgée par la disparition des premiers entre-nœuds amincis de l'origine. Sur toute sa longueur elle pourra donner de nouveaux stolons.

Anatomie. — La région florifère est caractérisée par des prolongements en forme d'ailettes placés dans les angles ; l'épiderme est dépourvu de poils, sauf sur ces bourrelets. L'écorce, peu épaisse, est formée de deux ou trois assises de cellules sans méats; le collenchyme est exclusivement localisé dans les prolongements latéraux. L'endoderme, formé de grosses cellules, est très visible sur toute son étendue ; le péricycle est très scléreux en face des faisceaux primaires, les amas de fibres sont rapprochés les uns des autres et forment un arc presque continu sur la face externe de chacun des massifs libéro-ligneux. Les formations secondaires ne sont développées que vis-à-vis des faisceaux primaires. Sur les côtés l'assise perimédullaire et le péricycle se sont lignifiées jusqu'à l'endoderme et l'assise génératrice n'a pu s'étendre d'un faisceau primaire à l'autre. Le centre de la coupe est occupé par une grande lacune.

La base de la tige aérienne végétative présente un épiderme à cellules un peu aplaties, l'assise sous-épidermique est continue ; et les cellules corticales qui sont au-dessous s'arrondissent et laissent entre elles de nombreux et grands méats ; le péricycle possède des îlots de fibres scléreuses en face des faisceaux primaires. Le liber secondaire a cinq ou six assises et

le bois secondaire est très développé. Dans les angles on trouve des vaisseaux de grand et de petit diamètre, mais sur les côtés les formations secondaires ont débuté par de petits vaisseaux; on ne trouve des vaisseaux à grande ouverture que près de l'assise génératrice. A la place de la moelle il y a une grande lacune.

Une coupe transversale dans la partie la plus âgée d'un stolon de l'année montre un épiderme formé de cellules à membrane externe légèrement épaissie; l'écorce présente d'abord à l'extérieur deux ou trois assises de cellules arrondies laissant entre elles quelques méats peu volumineux; puis, à l'intérieur, on trouve des cellules très irrégulières avec de grands interstices. Le péricycle possède des îlots de fibres en face des faisceaux primaires. Les formations secondaires sont bien développées dans les angles, mais, l'assise périmédullaire et le péricycle s'étant lignifiés, assez rapidement, l'assise génératrice n'a pas pu s'étendre complètement entre deux faisceaux primaires voisins, si bien qu'il reste deux ou trois cellules péricycliques en face desquelles les formations secondaires n'existent pas. La moelle est remplacée par une lacune.

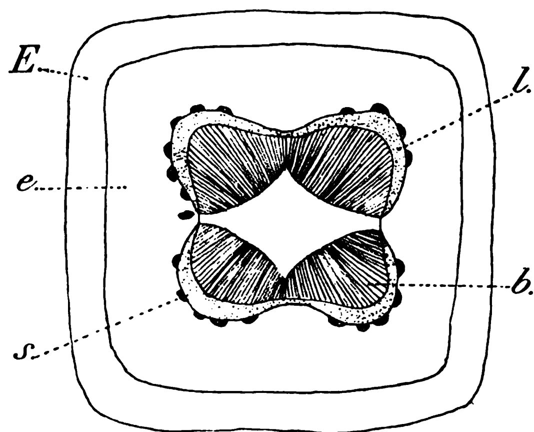


Fig. 4. — *Scutellaria galericulata*. — Coupe transversale schématique d'un stolon âgé. *E*, écorce externe — *e*, écorce interne — *s*, sclérenchyme — *l*, liber — *b*, bois.

Pour nous rendre compte du fonctionnement de l'assise génératrice pendant toute la durée de l'axe souterrain il suffit d'examiner la coupe (fig. 4) d'un stolon d'un an dont l'extrémité s'est redressée en tige aérienne. L'épiderme et l'écorce ne se sont pas modifiés, le péricycle présente des îlots de fibres libériennes sur presque toute son étendue. L'assise génératrice signalée dans les faisceaux libéro-ligneux de la coupe

précédente s'étend latéralement; les deux bords parviennent tardivement à se rejoindre suivant deux côtés opposés de la coupe ; sur les deux autres côtés la jonction ne s'effectue pas avant la lignification complète du péricycle. Le bois secondaire développé en grande abondance dans les angles et en petite quantité suivant deux côtés, donne à la lacune centrale la forme d'un losange (fig. 4).

Nous pouvons résumer cette étude de la façon suivante.

L'évolution complète d'un stolon comprend deux stades :

1° une évolution souterraine, quelquefois aérienne au début avec géotropisme négatif;

2° un stade horizontal avec redressement du bourgeon terminal.

Au point de vue anatomique, la tige florifère diffère de la base de la tige aérienne végétative par la présence des ailettes latérales et du collenchyme qu'elles renferment. La structure du stolon souterrain se rapproche de celle de la base de la tige aérienne par les méats de l'écorce et le développement des formations secondaires.

Monarda mollis.

BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE EXTERNE. — Le *Monarda mollis* est une plante de l'Amérique du Nord qui donne pendant l'été de petites fleurs rouges. Elle a été acclimatée en France et quelques horticulteurs la cultivent comme plante ornementale.

Au début du printemps on voit apparaître à la surface du sol un bouquet de feuilles qui prennent bientôt une coloration verte. Cette partie aérienne est le prolongement d'un stolon souterrain; le bourgeon terminal se développe lentement en tige grêle qui se couche sur le sol lorsqu'elle a atteint une hauteur de 8 à 10 centimètres; l'extrémité est redressée et se termine quelquefois par des fleurs, mais le plus souvent, dans nos régions, les fleurs avortent ou la tige reste stérile. Sur toute la partie rampante on n'observe pas de racines.

Lorsque la floraison est terminée les bourgeons portés par la partie souterraine entrent en voie de développement (fig. 5). Contrairement à ce que nous avons observé dans la

plupart des espèces étudiées, c'est sur la partie la plus âgée du stolon que les bourgeons commencent à évoluer ; ils donnent des axes hypogés dont le premier entre-nœud, de diamètre très réduit, est dirigé presque horizontalement avec une légère inclinaison vers le haut, puis un accroissement de diamètre apparaît dans le stolon et l'allongement s'effectue horizonta-

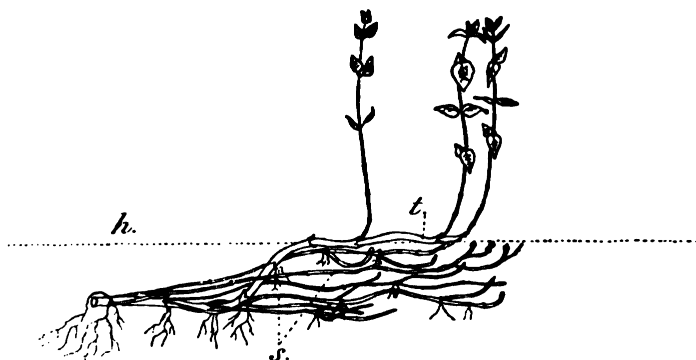


Fig. 5. — *Monarda mollis*. — La tige principale aérienne *t* est couchée sur le sol : on voit l'origine des stolons *s* — *h* niveau du sol.

lement, quelquefois même le bourgeon terminal s'enfonce obliquement dans le sol.

Quand arrive la fin de l'automne, l'extrémité du stolon se redresse brusquement et arrive au niveau du sol. A partir de la courbure l'axe montre un épaississement. Chacun des stolons est remarquable par ses ramifications qui vont jusqu'au troisième et quatrième degré.

Les entre-nœuds sont tous à peu près de même longueur sur l'axe souterrain ; les écailles placées aux nœuds persistent pendant toute la vie du rameau ; sur la région verticale elles sont plus développées que sur la partie horizontale. Le bourgeon terminal, placé au niveau du sol, a une coloration rougeâtre, il montre des feuilles écailleuses sur lesquelles il est possible de distinguer un pétiole et un limbe.

Les racines sont localisées aux nœuds, elles apparaissent successivement de chaque côté des écailles, et leur nombre ne dépasse jamais quatre sur les nœuds les plus âgés, mais il est souvent moindre.

Pendant l'hiver la partie aérienne de la plante est détruite, et

pendant la période végétative suivante la tige souterraine de l'année précédente meurt à son tour. Les extrémités des jeunes stolons qui sont au niveau du sol persistent pendant la saison froide, et au printemps suivant ils évolueront en tiges dressées.

ANATOMIE. — Une coupe transversale pratiquée près de l'extrémité de l'axe florifère offre un épiderme muni de poils nombreux; l'écorce est formée de sept assises de cellules arrondies avec méats et les angles de la coupe sont occupés par des massifs collenchymateux formant des bourrelets extérieurs très développés. L'endoderme n'a rien de particulier et le péricycle ne présente pas de fibres scléreuses. L'assise génératrice est interrompue sur les côtés; elle n'a donné du bois et du liber secondaire que dans les angles. L'assise périmédullaire est lignifiée ainsi que le péricycle sur toute sa longueur. Au milieu de la coupe se trouve une grande lacune.

A la base de la tige principale aérienne florifère on trouve un épiderme avec poils, en général placés aux angles. L'écorce a six assises de cellules aplaties et laissant entre elles de petits méats; le collenchyme se trouve encore en grande quantité dans les angles, mais ne forme pas de bourrelets saillants à l'extérieur. L'endoderme présente de grosses cellules et le péricycle est dépourvu de fibres. Le liber secondaire forme un anneau continu de six assises de cellules; le bois est bien développé, principalement dans les angles où les gros vaisseaux se rencontrent en abondance, tandis qu'ils sont plus rares sur les côtés. Une lacune existe encore au centre, mais elle est plus réduite que dans la coupe précédente.

Si l'on coupe transversalement un jeune stolon dont l'allongement horizontal est terminé, on aperçoit un épiderme avec quelques poils et immédiatement au-dessous une assise de cellules qui commencent à se diviser tangentiellement. Cette assise subéreuse se sépare de l'épiderme, aux angles où elle contourne de petits massifs de collenchyme réduits chacun à une dizaine de cellules. L'écorce qui vient au-dessous montre huit assises avec méats.

L'endoderme et le péricycle n'offrent rien de particulier. Le liber secondaire est représenté par trois ou quatre assises de cellules et le bois par un nombre égal de couches de cellules

lignifiées renfermant en face des faisceaux primaires des vaisseaux de grand diamètre. Le centre est occupé par la moelle.

Dans le premier entre-nœud de la région initiale du stolon, la section montre fréquemment un contour hexagonal qui, le plus souvent, ne se rencontre que dans cette région mais peut quelquefois se retrouver sur le deuxième entre-nœud. Lorsque les assises génératrices ont fonctionné, le stolon s'est arrondi et il n'est guère facile de pouvoir retrouver la forme primitive.

De la structure du stolon jeune on passe à celle du stolon d'un an dont l'extrémité a donné la tige aérienne en suivant le développement des assises génératrices. Après la formation de cinq ou six assises de cellules subéreuses, l'épiderme et le collenchyme angulaire qui se trouvent à l'extérieur ont été rejetés. Les cellules corticales sous-jacentes sont aplaties. L'assise libéro-ligneuse n'a donné à l'extérieur que deux ou trois assises de cellules de plus, tandis que le bois secondaire s'est très développé (fig. 2, Pl. XI). Sur les côtés on trouve en effet une zone interne formée de cellules ligneuses tandis que la partie la plus rapprochée de l'assise génératrice offre en assez grande quantité des vaisseaux à grande ouverture. La moelle est toujours présente au centre.

Cette étude peut se résumer ainsi :

Les stolons apparaissent aux nœuds les plus éloignés de l'axe dressé et chacun d'eux passe par deux stades :

1° un stade horizontal ;

2° un stade oblique de bas en haut avec redressement du bourgeon terminal.

L'étude de la structure de chacune des parties de la tige nous montre que la base de l'axe aérien et le stolon souterrain ont un grand nombre de caractères communs.

Genre **Mentha.**

Dans le genre *Mentha* j'ai examiné plusieurs espèces ayant une biologie un peu différente l'une de l'autre. Ainsi, chez quelques-unes d'entre elles nous ne trouvons que des stolons souterrains et chez d'autres nous avons des stolons souterrains et des stolons aériens.

Dans le premier groupe se placent les *Mentha viridis* et *Mentha crispa*, et dans le deuxième, les *Mentha rotundifolia*, *Mentha piperita*, *Mentha aquatica*.

Dans l'étude qui va suivre, je prendrai comme type du premier groupe le *Mentha viridis* et j'indiquerai pour l'autre espèce les différences que j'ai constatées.

Je ferai de même pour le deuxième groupe en prenant comme type le *Mentha rotundifolia*.

Mentha viridis.

Biologie et Morphologie externe. — Au printemps sort de terre une tige dressée qui croît rapidement et se ramifie beaucoup ; l'axe principal et les rameaux portent à l'extrémité un épi florifère.

La tige principale se continue dans le sol sur une assez grande longueur, quelquefois un mètre. A la fin du mois de juin les bourgeons situés sur cette partie souterraine se développent en stolons ; les premiers qui apparaissent sont ceux qui se trouvent le plus près de la surface du sol. Au début de leur évolution ils ont une direction oblique de bas en haut, très rapprochée de la verticale, mais cette direction ne persiste que si le bourgeon se trouve très rapproché de la surface du sol ; dans ce cas l'extrémité du rameau devient aérienne, conserve son géotropisme négatif et donne naissance à une tige dressée

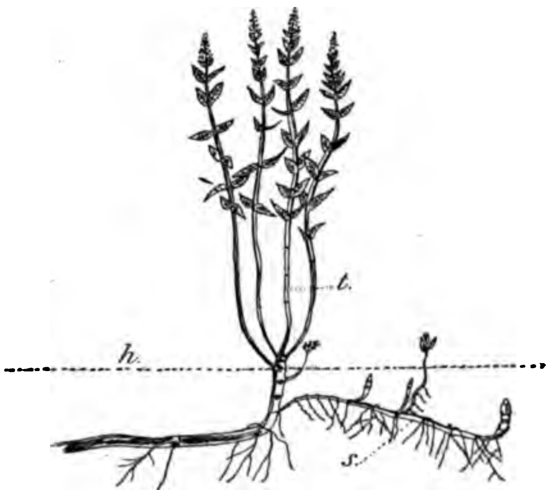


Fig. 6. — *Mentha viridis.* — Pied montrant l'origine des stolons souterrains *s* — *t*, tige principale aérienne — *h*, niveau du sol.

grêle stérile. Le plus souvent, lorsque le stolon a atteint une longueur de 2 ou 3 centimètres il se recourbe, prend une direction oblique inverse mais moins accentuée, se rapprochant de l'horizontale, et s'enfonce dans le sol où il peut pénétrer jusqu'à une profondeur de 20 centimètres.

Lorsque la croissance en longueur est à peu près terminée, c'est-à-dire vers la fin du mois de septembre, le stolon montre des ramifications; un certain nombre de bourgeons axillaires se développent et donnent des axes courts, grêles, doués d'un géotropisme négatif, leur bourgeon terminal est dirigé vers la surface du sol au niveau duquel il arrive et au-dessus duquel il émerge quelquefois en montrant des feuilles vertes. Pendant ce développement des rameaux secondaires, l'axe souterrain principal achève son évolution en recourbant vers la surface du sol son extrémité qui, en même temps, se renfle (fig. 5, Pl. XI). Ce renflement est la première ébauche de la tige dressée florifère de l'année suivante. Sur cette partie renflée on observe rarement le développement des bourgeons latéraux.

La partie située près de l'origine de chacun des axes souterrains reste mince sur une longueur de 4 ou 5 centimètres, puis le stolon grossit pour conserver le même diamètre jusqu'au renflement terminal. Sur toute la partie amincie le stolon présente des entre-nœuds courts de 1 centimètre de longueur au maximum; dans la partie qui fait suite les entre-nœuds peuvent atteindre 8 à 10 centimètres lorsque la plante croît dans un terrain humide. Les feuilles placées aux nœuds sont écailleuses et recouvrent complètement le bourgeon. Les racines adventives se développent rapidement, on peut en voir l'ébauche à 1 centimètre de l'extrémité de l'axe souterrain, et à 5 ou 6 centimètres elles sont déjà bien développées (fig. 7). Les racines apparaissent par paires, aux nœuds; il en naît une à l'aisselle de chaque bourgeon, entre ce dernier et l'axe qui le porte; puis, un peu plus tard, il peut en apparaître de nouvelles au même nœud, mais situées sur les deux autres côtés de l'axe; ce sont toujours les pre-

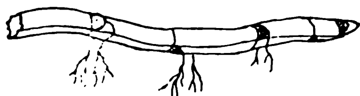


Fig. 7. — *Mentha viridis*. — Extrémité de stolon montrant l'origine des racines.

mières formées qui ont le plus grand développement, on n'en trouve pas sur les entre-nœuds.

Pendant l'hiver toutes les parties aériennes meurent. La partie souterraine de l'année précédente ne disparaît pas de suite, elle persiste en général jusqu'à l'année suivante, mais perd la propriété de développer de nouveaux rameaux.

Au printemps suivant le bourgeon terminal de l'axe principal se développe rapidement et donne la tige aérienne florifère; des axes secondaires, les uns disparaissent, les autres évoluent en tiges dressées généralement stériles.

Anatomie. — Une coupe transversale de la tige dans la région florifère montre un épiderme avec poils, une assise sous-épidermique formée de cellules plus grandes que les cellules voisines; l'écorce présente quatre assises de cellules petites laissant entre elles des méats; les angles de la coupe sont occupés par des massifs collenchymateux bien développés; l'endoderme a des cellules volumineuses et allongées tangentiellement; le péricycle présente quelques fibres scléreuses isolées en face des faisceaux primaires. Les formations secondaires ont pris un grand développement dans les angles où se trouvent des vaisseaux à large ouverture; sur deux des côtés de la coupe l'assise génératrice forme une ligne continue ayant donné à l'extérieur deux assises de cellules libériennes et à l'intérieur quelques cellules ligneuses sans vaisseaux; sur les deux autres côtés l'assise génératrice n'existe pas au milieu, car le péricycle est sclérifié. La moelle est formée de grandes cellules.

A la base de la tige aérienne l'épiderme a disparu presque complètement, les cellules corticales sous-jacentes se sont subérifiées sur une épaisseur de quatre ou cinq assises, sauf dans les angles où l'épiderme a persisté; dans cette région, on trouve quelques cellules collenchymateuses. L'écorce située au-dessous est très réduite et formée par deux ou trois assises de parenchyme; l'endoderme est très net et le péricycle présente dans les angles des îlots scléreux un peu plus volumineux que ceux trouvés dans la région florifère. Quant aux formations secondaires, elles sont continues et très développées: le liber montre sept ou huit assises et le bois dont l'épaisseur est très grande présente de grands vaisseaux vis-à-vis les faisceaux primaires

et du parenchyme ligneux dans l'intervalle. La moelle a des cellules moins grandes que dans la région florifère.

La région du stolon située près de l'origine a la structure suivante : un épiderme sans poils, en quelques points remplacé par du liège, une écorce très épaisse avec environ une douzaine d'assises de cellules laissant entre elles de nombreux méats ; le collenchyme fait défaut dans les angles, l'endoderme a des cellules moins grosses que dans la région aérienne, le péricycle montre quelques rares fibres scléreuses dans les angles. L'assise génératrice est continue, elle donne des formations secondaires bien développées vis-à-vis des faisceaux primaires et seulement quelques assises de cellules libériennes et de parenchyme ligneux sur les côtés ; la moelle occupe une grande partie de la coupe.

La structure de la région moyenne du stolon ne diffère de la précédente que par l'absence de fibres scléreuses dans le péricycle.

Ces structures sont celles que l'on observe dans un stolon ayant terminé son allongement souterrain, dans lequel le bourgeon terminal est différencié mais n'a pas encore évolué en axe aérien florifère. Pendant ce développement la partie souterraine reste vivante ; des formations secondaires plus abondantes prennent naissance, et l'assise génératrice produit à ce moment des vaisseaux de grand diamètre aussi bien sur les côtés que dans les angles. Ces formations vont en s'accentuant depuis l'origine du stolon jusqu'à la tige dressée.

Le renflement signalé à l'extrémité du stolon conserve les caractères de ce dernier ; cependant on trouve une écorce un peu plus épaisse, des petits massifs collenchymateux dans les angles et une moelle très volumineuse. Les réserves nutritives accumulées dans cette partie s'y trouvent sous forme de saccharose.

En résumé, l'évolution complète d'un stolon passe par trois stades :

1° un stade oblique de bas en haut ;

2° une courbure en sens inverse avec pénétration dans le sol ;

3° un redressement de l'extrémité avec renflement du bourgeon terminal.

Certains stolons souterrains, après le premier stade, perdent la propriété de se recourber et donnent des tiges aériennes stériles.

La comparaison des structures de l'axe florifère, de la base de la tige dressée et du stolon nous permet de rapprocher ces deux dernières qui ont des caractères semblables : absence de poils épidermiques, présence de couches subéreuses, réduction du collenchyme, petitesse des cellules endodermiques.

Mentha crispa.

Biologie et Morphologie externe. — C'est, avec *Mentha viridis* et *Mentha longifolia*, une des rares espèces qui ne possèdent que des stolons souterrains. Sa biologie se rapproche beaucoup de celle de *Mentha viridis*, cependant on observe une modification dans le mode de différenciation de l'extrémité du stolon. La première ébauche de la tige dressée florifère qui apparaît sous forme de renflement dans le *Mentha viridis* n'existe pas ici. Le stolon évolue de la même façon et passe par les divers stades que nous avons signalés dans l'espèce précédente ; il a à peu près le même diamètre sur toute sa partie souterraine, sauf à l'endroit où s'arrête la croissance horizontale, qui est marqué par un petit renflement (fig. 8). A partir de ce point le stolon se redresse verticalement en même temps que son diamètre diminue brusquement. L'extrémité arrive jusqu'au niveau du sol, mais ne sort pas. Les nombreux rameaux de l'axe souterrain montrent dès le début de leur évolution un géotropisme négatif et les racines adventives apparaissent par paire à chaque nœud, comme il a été dit pour le *Mentha viridis*.

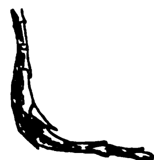


Fig. 8. — *Mentha crispa*. — Extrémité de stolon.

Anatomie. — La structure anatomique des diverses parties se rapproche de celle déjà observée dans le *Mentha viridis*. La présence de collenchyme dans les parties aériennes, son absence presque complète dans les régions souterraines, le développement de l'écorce et des tissus conducteurs sont des caractères qui se retrouvent dans les deux espèces. Cependant une différence bien nette est à signaler, c'est l'absence de fibres

péricycliques dans toutes les parties de *Mentha crispa.*

A l'extrémité du stolon on trouve une région amincie que nous allons examiner.

L'épiderme est disparu par endroits et les cellules corticales sont subérifiées. L'écorce présente une dizaine d'assises de cellules et le collenchyme forme de petits massifs dans les angles de la coupe. L'endoderme possède des cellules plus grosses que celles de l'écorce ; le péricycle est dépourvu de fibres et l'assise génératrice, bien que continue, n'a donné des tissus conducteurs secondaires bien différenciés que dans les angles. Au centre se trouve la moelle.

Les caractères distinctifs que l'on rencontre en comparant cette espèce à *Mentha viridis* sont les suivants:

1° Différenciation particulière de l'extrémité du stolon ;

2° Absence de fibres scléreuses dans le péricycle ;

3° Absence de matières de réserve dans la région terminale souterraine.

Mentha rotundifolia.

Biologie et Morphologie externe. — La tige dressée florifère que l'on rencontre au printemps porte des rameaux dont l'extrémité se développera plus tardivement en épi floral. La partie souterraine qui continue l'axe principal s'étend sur une longueur qui peut atteindre 30 à 40 centimètres. Les rameaux latéraux, qui sont tous florifères, ont un géotropisme négatif peu marqué même à la partie supérieure de la tige. Après la floraison la tige florifère se dessèche à l'extrémité et les bourgeons inférieurs les plus rapprochés du sol se développent en rameaux obliques de bas en haut, mais cette direction ne persiste pas, l'extrémité se recourbe bientôt vers le sol et l'axe devient rampant sur la plus grande partie de sa longueur ; les feuilles qu'il porte sont semblables à celles qui sont sur la tige dressée et la partie qui est en contact avec le sol présente quelques racines qui se dessèchent rapidement. A l'automne le bourgeon se redresse et évolue en tige dressée florifère dont les fleurs avortent. La partie rampante, dont les entre-nœuds ont à peu près tous la même longueur, porte à chaque nœud deux rameaux végétatifs dressés peu développés (fig. 4, Pl. XII).

Sur la région souterraine de la plante se développent de nombreux bourgeons axillaires. Le mode d'évolution de chacun d'eux est le suivant : Les bourgeons situés près de la surface du sol donnent au début une tige souterraine à géotropisme négatif ; dans quelques cas l'allongement se continue dans cette direction en produisant une tige aérienne grêle et stérile, mais le plus souvent le bourgeon terminal, en arrivant à la surface du sol, s'allonge horizontalement sur une petite longueur, devient de nouveau souterrain, puis aérien, alternant ainsi jusqu'à l'extrémité qui est souterraine ou protégée par des herbes ou des feuilles quand la croissance en longueur est terminée. Sur les régions souterraines, les nœuds portent des feuilles écailleuses, les bourgeons peuvent se développer pour donner des stolons semblables à l'axe principal, les racines adventives qui apparaissent aux nœuds sont longues et ramifiées ; sur les parties aériennes, les nœuds portent des feuilles vertes moins grandes que dans la tige florifère, les bourgeons évoluent en tiges dressées stériles de 3 à 4 centimètres de longueur ; des racines se développent comme dans les régions souterraines et fixent solidement le stolon au sol. L'allongement de cet organe est plus rapide dans le sol que dans l'air.

Les bourgeons qui se trouvent plus profondément dans le sol produisent aussi des stolons, mais la partie située près de l'origine ne possède pas un géotropisme négatif aussi accentué que chez les précédents ; l'évolution est presque totalement souterraine, il n'y a que l'extrémité du stolon qui arrive au niveau du sol et sort quelquefois à l'extérieur.

Chaque stolon débute par une partie mince.

Lorsque la tige aérienne principale a fleuri, elle se flétrit presque jusqu'à la base. A ce moment, si la saison n'est pas trop avancée, les bourgeons aériens les plus rapprochés de la surface du sol se développent en tiges dressées florifères, à géotropisme négatif très net, et chacune d'elles se comporte comme l'axe principal.

Pendant l'hiver toutes les tiges dressées aériennes disparaissent, seules les parties rampantes et les stolons souterrains de formation récente persistent, les rameaux souterrains de l'année précédente se détruisant également. Le bourgeon ter-

minal de l'axe principal, qui est ou souterrain ou protégé par des herbes desséchées, se développe au printemps suivant en tige dressée florifère et le cycle recommence.

Anatomie. — La région florifère présente un épiderme légèrement cutinisé et porte un assez grand nombre de poils de deux sortes, les uns capités, les autres digités. L'écorce est formée de quatre ou cinq assises de cellules avec de tout petits méats et les angles sont occupés par des masses collenchymateuses très développées, formant extérieurement des sortes de bourrelets. L'endoderme est formé de grandes cellules. L'assise péricyclique renferme en face des faisceaux primaires des fibres scléreuses groupées dans les angles et formant des sortes de calottes; en face des faisceaux médians on ne trouve que quelques fibres isolées. L'assise génératrice n'existe qu'entre le bois et le liber primaire des faisceaux; dans l'intervalle qui les sépare l'assise périmédullaire et le péricycle sont sclérifiés jusqu'à l'endoderme. Cette assise génératrice fonctionne d'une façon particulière, elle produit une grande quantité de liber et très peu de bois; les masses libériennes la refoulent vers le centre de la coupe ainsi que le bois primaire, ce qui donne au cylindre central un aspect assez spécial. La moelle occupe le centre (fig. 6, Pl. XIV).

La partie basilaire de la tige dressée est limitée par un épiderme détruit en grande partie; aux endroits où il existe on trouve quelques rares poils et dans les intervalles un suber peu épais le remplace. L'écorce est formée de 5 assises de cellules présentant entre elles des méats; le collenchyme existe dans les angles, mais en petite quantité et ne provoque pas la formation de bourrelets comme dans la coupe précédente; l'endoderme, bien que très visible, a des cellules moins volumineuses que dans la région florifère; le péricycle ne présente que quelques fibres isolées en face des faisceaux primaires. Les formations secondaires sont très développées sur tout le pourtour du cylindre central, le liber a une épaisseur à peu près égale sur toute son étendue, le bois présente des cellulles ligneuses et des vaisseaux à grande ouverture dans toute son épaisseur, cependant on observe quelques files formées uniquement de cellules ligneuses et correspondant aux espaces séparant les faisceaux primaires. La région médullaire est réduite.

Dans le stolon nous allons examiner successivement les parties souterraines et aériennes.

A l'origine du stolon, l'épiderme présente des poils peu nombreux et de deux espèces. L'écorce, plus épaisse que dans la partie aérienne, possède dix assises de cellules, le collenchyme est réduit et occupe les angles, l'endoderme a des cellules petites. Le péricycle montre, en face des faisceaux primaires, des fibres scléreuses ; l'assise génératrice est continue mais ne donne qu'en petite quantité du liber et du bois secondaires, deux ou trois assises, sauf dans les angles où ces formations sont abondantes. La moelle est très développée.

La partie rampante, qui fait suite à la précédente, n'en diffère que par la présence de poils épidermiques plus abondants.

Les coupes faites aux divers niveaux de ce stolon sont toutes semblables, sauf dans la région terminale où l'on observe un développement un peu plus grand du collenchyme.

Lorsque le bourgeon terminal se développe, la partie souterraine s'accroît et une coupe pratiquée vers le milieu du stolon montre des formations secondaires très développées. Le liber forme un anneau continu à peu près d'égale épaisseur sur toute son étendue ; le bois est formé de cellules ligneuses et de vaisseaux de grand diamètre, sauf au milieu de deux côtés opposés où il est constitué presque exclusivement de fibres.

Il nous reste à examiner la structure des rameaux aériens basilaires qui évoluent en tiges rampantes à extrémité florifère. La partie initiale offre les caractères de la base de la tige. La région rampante présente un épiderme avec poils nombreux, l'écorce a six ou sept assises de cellules, le collenchyme est moins développé que dans la région florifère, l'endoderme est très visible, le péricycle a des fibres scléreuses très nombreuses dans les angles, l'assise génératrice continue n'a donné que quelques éléments secondaires sur les côtés, mais beaucoup plus accentués dans les angles. La moelle est bien développée.

Cette étude peut se résumer ainsi :

L'évolution complète du stolon d'origine souterraine passe par trois stades :

1° un stade dressé ;

2° un stade horizontal, tantôt aérien, tantôt souterrain ;

3° une différenciation du bourgeon terminal.

Certains rameaux d'origine souterraine, arrivés au niveau du sol, continuent leur développement dans la même direction et disparaissent bientôt.

Les bourgeons basilaires de la tige dressée peuvent évoluer en rameaux rampants à fleurs avortées.

En comparant la structure des diverses parties de la plante on trouve des différences très marquées entre la région florifère et la base de la tige, entre lesquelles il est possible de trouver une transition dans la partie rampante aérienne de la tige florifère. Quant au stolon, sa structure est à peu près la même sur toute sa longueur ; nous y trouvons en effet un collenchyme réduit, des cellules endodermiques petites, des fibres péricycliques isolées en face des faisceaux primaires, caractères qui nous permettent de dire que le stolon conserve la structure que nous avons trouvée dans la partie basilaire de la tige dressée.

Mentha piperita.

Biologie et Morphologie externe. — Le *Mentha piperita* est surtout remarquable par l'abondance et la longueur de ses stolons, principalement des stolons aériens dont quelques-uns peuvent atteindre deux mètres.

A la base de la tige aérienne on trouve des nœuds très rapprochés dont la plus grande partie portent des bourgeons qui évoluent en stolons. Les uns sont aériens, les autres sont souterrains.

Les premiers bourgeons qui se développent sont situés dans le sol, aux nœuds les plus rapprochés de la surface. Leur direction est oblique de bas en haut, faisant un angle de 35 à 40° avec l'horizontale ; leur extrémité est vite hors de terre et leur développement devient ensuite aérien en présentant sur son étendue quelques régions souterraines (fig. 9). L'allongement est terminé au début de l'hiver et, au moment où la température diminue, on peut voir que le bourgeon terminal se recourbe et pénètre dans le sol, en même temps que l'on constate une légère augmentation de diamètre. Cette pénétration dans le sol ne dure pas longtemps et l'extrémité du stolon se recourbe brus-

quement pour amener le bourgeon terminal au niveau du sol. Les premiers entre-nœuds qui se forment sont de diamètre plus petit que les autres. Tous les entre-nœuds ont à peu près la même longueur de 3 à 4 centimètres; les nœuds souterrains portent des feuilles écailleuses peu développées, ceux qui sont

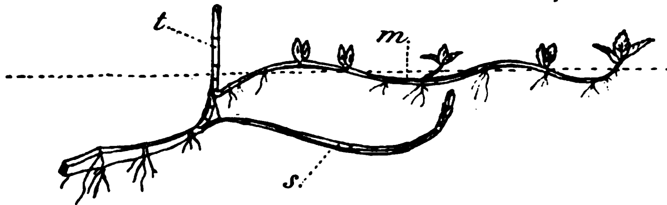


Fig. 9. — *Mentha piperita*. — Base de tige principale *t* avec un stolon mi-aérien, mi-souterrain *m* et un stolon souterrain *s*.

aériens ont des feuilles plus grandes, mais de dimensions plus réduites que celles de la tige dressée.

Ces stolons sont très ramifiés (presque tous les bourgeons se développent), ceux qui sont dans le sol se dirigent immédiatement vers la surface, les autres donnent des tiges rampantes. Deux cas se présentent dans l'évolution du stolon souterrain : lorsque l'extrémité du rameau arrive à la surface du sol avant l'hiver, il s'allonge en rampant et l'extrémité pénètre dans le sol pendant la saison froide; quand le bourgeon terminal n'arrive dans le milieu aérien qu'au début de l'hiver, il ne se développe pas et reste à cet état jusqu'au printemps suivant.

Les racines sont bien développées (fig. 10), elle apparaissent d'abord au nombre de deux à chaque nœud, une sur chacune des faces dépourvues de feuilles, puis, un peu plus tard, il en apparaît une à l'aisselle de chacun des bourgeons axillaires. Les racines ont en général une plus grande importance aux nœuds les plus rapprochés de la courbure qui précède la tige dressée.

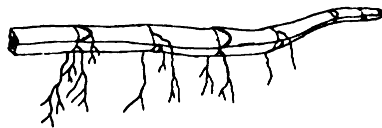


Fig. 10. — *Mentha piperita*. — Extrémité de stolon avec des racines adventives.

Au printemps, chaque extrémité de stolon évolue en tige aérienne. La plupart d'entre elles sont florifères, celles qui

sont stériles ont leur origine sur des ramifications de deuxième ou de troisième degré.

J'ai observé sur cette plante des particularités intéressantes. Lorsque approche l'hiver et que la tige aérienne florifère commence à se flétrir par la partie supérieure, on voit se développer sur cette tige des bourgeons situés quelquefois à 20 ou 25 centimètres au-dessus du niveau du sol (fig. 11). Le début de leur évolution est semblable à celui des autres rameaux aériens, mais, lorsqu'ils ont cinq ou six centimètres de longueur, leur extrémité se recourbe vers la terre, leur croissance devient plus rapide et quand l'extrémité est parvenue en contact avec le sol, elle s'allonge horizontalement et continue à croître comme les stolons qui ont été signalés. Si la croissance n'a pas été assez rapide et que le rameau n'ait pas atteint le sol lorsque arrive la période des gelées, il disparaît. Ces formations de stolons prennent une bien plus grande importance lorsque les bourgeons de la base de la tige ne se développent pas ou s'ils évoluent seulement en petit nombre.

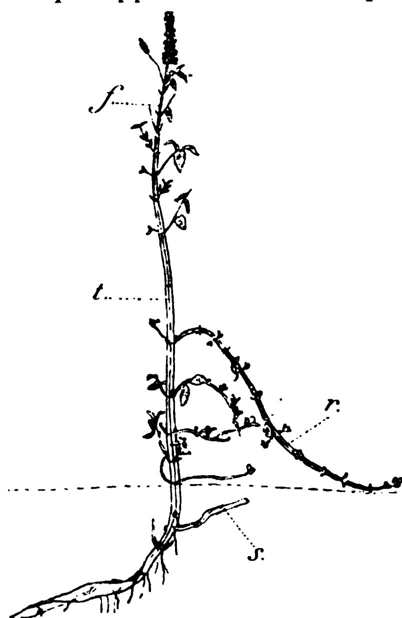


Fig. 11. — *Mentha piperita.* — Pied complet avec les stolons aériens — *t*, tige principale aérienne — *f*, région florifère — *r*, rameau rampant aérien — *s*, stolon souterrain.

Anatomie. — La région florifère montre un épiderme avec des poils de deux sortes, les uns allongés, les autres capités. L'écorce mince est formée de 4 ou 5 assises de cellules avec méats ; dans les angles l'épaisseur augmente et on y trouve de gros massifs de collenchyme. Les cellules endodermiques ont les mêmes dimensions que les cellules corticales voisines et le péricycle présente des amas scléreux dans les angles. L'assise génératrice, très visible entre le bois, et le liber primaires,

s'étend latéralement, mais les bords ne se rejoignent pas sur les côtés. L'assise périmédullaire est sclérifiée ainsi que le péricycle; le centre est occupé par la moelle.

La base aérienne de la tige florifère possède un épiderme à peu près dépourvu de poils; l'écorce a sept ou huit assises de cellules laissant entre elles de grands méats sauf dans les angles qui sont occupés par le collenchyme. Parmi les cellules corticales on observe des cellules scléreuses isolées ou formant des groupes de deux ou trois; elles sont plus nombreuses dans la partie interne que vers l'extérieur. Le péricycle est dépourvu de fibres. L'assise génératrice continue a donné, vers l'extérieur, du liber sur une épaisseur de six ou sept assises, tandis que le bois est beaucoup plus développé; sur les côtés, il est surtout formé de cellules ligneuses avec quelques vaisseaux disséminés, tandis que dans les angles les vaisseaux de grand diamètre y sont en grand nombre. Au centre se trouve la moelle.

Le stolon qui se développe à la base de la tige offre les caractères suivants dans les diverses régions aériennes : un épiderme sans poils, une écorce épaisse avec douze ou quinze assises de cellules, le collenchyme est très réduit dans les angles, l'endoderme est formé de grandes cellules allongées tangentiellement, le péricycle est sans fibres, les formations secondaires sont surtout abondantes dans les angles. La moelle est volumineuse.

Les parties souterraines sont à peu près semblables, mais en diffèrent par la présence, dans l'écorce, de cellules scléreuses identiques à celles que j'ai signalées dans la base de la tige dressée (fig. 5, Pl. XIV).

Le stolon qui prend naissance au milieu de la tige aérienne montre, dans la région la plus âgée, un épiderme avec de nombreux poils, l'écorce est formée de six ou sept assises de cellules et le collenchyme est abondant dans les angles. L'endoderme a des cellules moyennes et le péricycle est dépourvu de fibres. Les formations secondaires sont peu développées, sauf dans les angles. La moelle occupe la partie centrale.

En comparant la structure de cette région avec celle de la partie descendante et de la partie rampante qui continuent le stolon, il est facile de voir que l'épiderme présente moins de poils, que l'écorce devient plus épaisse avec des méats plus

grands, que l'endoderme a des cellules plus volumineuses.

Cette étude peut se résumer ainsi :

Le stolon, qu'il soit d'origine aérienne ou d'origine souterraine, passe par trois stades :

1° un stade oblique de bas en haut;

2° un stade horizontal avec alternance de régions épigées et hypogées;

3° un stade dressé qui correspond à la différenciation de la tige aérienne.

Par l'épaisseur de l'écorce, la présence de grands méats et de cellules scléreuses dans l'écorce, la dimension des cellules endodermiques, on peut rapprocher la structure de la base de la tige aérienne de celle du stolon souterrain. Les parties aériennes du stolon, tout en conservant quelques-uns de ces caractères, se rapprochent davantage de la partie moyenne de la tige dressée.

Mentha aquatica.

Biologie et Morphologie externe. — La biologie de cette plante varie beaucoup suivant le milieu dans lequel elle est appelée à évoluer.

Lorsque la plante vit continuellement dans le voisinage de l'eau, elle donne sur la berge, pendant l'été, une tige aérienne dressée portant des fleurs. Pendant la floraison, on voit que les bourgeons souterrains les plus rapprochés de la surface du sol entrent en voie de développement. Le bourgeon s'allonge d'abord horizontalement en donnant une tige qui arrive bientôt dans l'eau. La croissance dans le sol est lente, les entre-nœuds sont courts et le diamètre est réduit, mais aussitôt que l'extrémité devient aquatique, la croissance s'accélère, les entre-nœuds deviennent beaucoup plus longs et le stolon rampe généralement sur l'eau : son diamètre augmente beaucoup. Sa longueur peut atteindre trois mètres, mais en général lorsque les stolons atteignent cette dimension ils se brisent et sont emportés par le courant. Le stolon aquatique, souvent d'une teinte vert pâle, possède deux écailles à chaque nœud qui ne persistent pas longtemps, et laissent, en tombant, leur trace sur la tige.

Aux nœuds se développent des racines ; elles sont d'abord au

nombre de deux, puis, un peu plus tard, au nombre de quatre. Lorsque les entre-nœuds sont très longs, on observe quelquefois la formation de racines au milieu des entre-nœuds. L'allongement ne se termine qu'à l'automne et à ce moment on voit que l'extrémité du stolon se redresse, prend une direction verticale de bas en haut, les entre-nœuds sont courts et les nœuds portent des feuilles vertes plus grandes que les feuilles écailleuses et qui devront protéger le bourgeon terminal pendant l'hiver. Cette partie dressée augmente de diamètre en même temps que les racines prennent une grande importance dans la région qui précède immédiatement la courbure. Au printemps suivant elle se développe et donne la tige dressée florifère.

La plupart des bourgeons qui se forment à la base de la tige dressée se dirigent vers l'eau; quelques-uns ont cependant une direction inverse, leur évolution est complètement souterraine et beaucoup moins étendue que dans le cas précédent. Si la région basilaire de l'axe principal aérien est aquatique, quelques-uns des bourgeons qu'il porte évoluent en stolons aquatiques.

Il arrive fréquemment que le niveau de l'eau dans laquelle plongent les stolons s'abaisse et que les rameaux aquatiques deviennent aériens. Les stolons continuent alors à s'accroître en rampant, ils sont cachés par les autres herbes aquatiques placées sur le lit, tels que sphaignes, mousses. Dans ce cas presque tous les bourgeons axillaires portés par ce rameau rampant évoluent en tiges dressées, le plus souvent stériles.

Enfin un certain nombre de pieds que j'avais plantés dans un endroit sec se sont tous bien développés et n'ont donné que que des stolons souterrains.

Le *Mentha aquatica* peut donc, suivant le milieu dans lequel il se trouve, donner des stolons de différentes natures.

Anatomie. — La région florifère est caractérisée par un épiderme abondamment pourvu de poils, une écorce peu épaisse avec six assises de cellules et un collenchyme abondant dans les angles. L'assise génératrice est discontinue et la moelle occupe la plus grande partie de la coupe.

La base aérienne de la tige, d'un diamètre beaucoup plus grand que la région précédente, montre un épiderme avec quelques poils glandulaires, et immédiatement au-dessous les

cellules corticales se subérifient. L'écorce a douze assises de cellules serrées les unes contre les autres dans la zone externe, mais laissant entre elles, dans la région interne, de grands méats. De distance en distance on trouve des cellules corticales sclérifiées. Le collenchyme est en petite quantité. L'endoderme est formé de cellules allongées tangentiellement, chez lesquelles on ne voit que rarement des épaississements latéraux ; le péricycle est dépourvu de fibres. Les formations secondaires sont bien développées, principalement le tissu ligneux qui présente de grands vaisseaux dans les angles et, sur les côtés, des cellules lignifiées au milieu desquelles sont disséminés des vaisseaux de grand diamètre. La moelle est résorbée dans la partie centrale qui est occupée par une lacune.

Le stolon souterrain ayant atteint son complet développement, et dont l'extrémité a évolué en tige florifère, est d'un diamètre plus petit que la tige qui le continue. La structure est la même que celle de la région basilaire précédente.

Lorsque le stolon s'est développé dans l'eau, on observe quelques petites modifications : l'épiderme présente davantage de poils. Les méats qui existent dans la région corticale sont plus grands et forment des lacunes aérifères.

En résumé, l'évolution du stolon passe par deux stades :

1° un stade horizontal avec développement aquatique ou souterrain ;

2° un stade dressé.

La base aérienne de la tige, le stolon souterrain et le stolon aquatique ont une structure offrant sensiblement les mêmes caractères.

Lamium album.

Biologie et Morphologie externe. — Au printemps on trouve une tige aérienne florifère avec des rameaux portant également des fleurs. Cet axe dressé dure tout l'été et s'allonge. Sa croissance est rapide, les entre-nœuds sont allongés et mesurent de 8 à 10 centimètres au début. Au bout de quelques jours cette tige se couche sur le sol, l'extrémité seule est redressée. La partie rampante est dépourvue de racines, et les bourgeons

axillaires qu'el l porte évoluent en rameaux florifères.

A la fin de l'été toute cette tige aérienne disparaît. La partie souterraine qui la précède s'étend sur une assez grande longueur, quelquefois 30 à 40 centimètres, elle porte des bourgeons qui donnent des stolons courts. Leur accroissement est lent, ils s'allongent obliquement de bas en haut sur une petite longueur, se redressent et sortent du sol (fig. 1, Pl. XII).

Ce sont les bourgeons souterrains les plus rapprochés de la tige aérienne qui évoluent les premiers et qui ont le développement souterrain le plus réduit. Les entre-nœuds qu'ils portent, au nombre de trois ou quatre, ont tous à peu près la même longueur de 1 centimètre et demi à 2 centimètres. Aussitôt que le bourgeon terminal est devenu aérien, la croissance devient beaucoup plus active, le rameau s'allonge et porte des fleurs.

Les bourgeons les plus éloignés de l'extrémité poussent les derniers, ils ont une évolution semblable aux précédents, mais arrivant plus tard dans le milieu aérien, pendant l'automne, ils se trouvent dans de plus mauvaises conditions et leur croissance est moins rapide. Leur diamètre est en général plus réduit que celui des premiers et leur étendue dans le sol est plus grande. Tous les axes aériens qui en résultent ne portent pas de fleurs, les plus tardifs sont stériles. J'ai observé quelques pieds qui, un peu abrités, possédaient des rameaux avec fleurs pendant tout l'hiver.

Ces stolons souterrains portent aux nœuds des écailles assez développées, les racines y apparaissent tardivement; au début elles sont au nombre de quatre, une sur le côté de chacune des feuilles écailleuses; en général, les deux situées sur la face supérieure du stolon ne se développent pas.

Lorsque l'extrémité de ces axes souterrains a donné la tige aérienne, on voit leurs bourgeons axillaires situés dans le sol entrer en voie de développement, et s'accroître rapidement en donnant des rameaux hypogés. Au début, ces rameaux s'allongent presque horizontalement, chez quelques-uns on peut cependant remarquer une légère inclinaison vers le haut, puis la direction change et le bourgeon terminal s'enfonce dans le sol en formant avec l'horizontale un angle d'environ 30°. Lorsque la croissance en longueur est terminée, l'extrémité se courbe

vers le haut et le bourgeon terminal arrive au niveau du sol. Durant tout l'hiver ces tiges resteront souterraines et au printemps suivant l'extrémité donnera l'axe florifère que nous avons trouvé au début (fig. 2, Pl. XII).

Ces stolons diffèrent un peu de ceux qui évoluent en été, ils sont en général plus allongés, les entre-nœuds sont plus longs. Les écailles qu'ils possèdent sont semblables à celles que nous avons déjà vues, les racines y apparaissent de la même façon, seulement elles n'ont pas le même développement à chacun des nœuds : elles sont beaucoup plus grosses et plus ramifiées dans la région la plus rapprochée de la courbure qui doit donner la tige aérienne. Sur la partie dressée, qui est la première ébauche de l'axe aérien, les feuilles écailleuses sont bien plus développées que sur la partie horizontale, les bourgeons axillaires sont allongés et dirigés de bas en haut pour donner des rameaux identiques à celui provenant du bourgeon terminal.

Le premier entre nœud de chaque stolon est toujours d'un diamètre plus petit que les autres.

D'après cela il semble que toutes les pousses d'une génération aient leur origine sur la partie souterraine de la génération précédente. Il n'en est rien, car tous les bourgeons d'un stolon ne se développent pas à la période végétative suivante, un grand nombre restent à l'état dormant pendant cette génération et n'évoluent que plus tard.

Les stolons souterrains ne persistent pas longtemps, leur durée est en général d'une année. J'ai cependant rencontré quelquefois des stolons âgés de deux ans, mais ils n'ont pas la même vigueur que ceux de l'année ; les bourgeons axillaires qu'ils portent ne se développent pas en général et, si l'un d'eux commence à s'allonger, il donne une tige grêle qui disparaît après avoir atteint une longueur de 5 à 6 centimètres.

Anatomie. — Dans la tige complète il faut considérer chacune des parties : la région florifère, la base de la tige aérienne et les stolons.

1° La région florifère, soit qu'elle appartienne à une pousse de printemps ou à une pousse d'automne, a toujours les mêmes caractères. La coupe est quadrangulaire avec des bourrelets très volumineux aux angles, occupés par des massifs de collenchyme

situés immédiatement au-dessous de l'épiderme. Cet épiderme continu porte des poils nombreux, les uns allongés, les autres courts et renflés à l'extrémité. Au-dessous se trouve une assise sous-épidermique formée d'éléments ayant à peu près les mêmes dimensions que ceux de l'épiderme; en arrivant dans les angles les cellules perdent petit à petit leurs caractères et se confondent avec les cellules de collenchyme. L'écorce n'offre que quatre ou cinq assises de cellules. L'endoderme est nettement visible et le péricycle est dépourvu de fibres. De gros faisceaux libéro-ligneux sont placés aux angles et de petits au nombre d'un ou de deux sur les côtés de la coupe. L'assise génératrice n'est pas continue, elle n'apparaît que dans les faisceaux primaires; l'assise périmédullaire est sclérifiée ainsi que le péricycle. La moelle est abondante et ne présente pas de lacune centrale.

2° La base aérienne de la tige florifère possède un épiderme avec quelques poils. L'écorce est formée de cinq assises de cellules et, dans les angles, de massifs collenchymateux très développés mais ne formant pas de bourrelets extérieurs. L'endoderme et le péricycle ont le même aspect que dans la coupe précédente. Les formations secondaires, assez abondantes dans les angles, ne sont que peu développées sur les côtés, où l'on ne compte que deux ou trois assises de cellules libériennes et autant de bois. Ce tissu ligneux est formé de cellules; on ne voit de grands vaisseaux qu'en face des faisceaux primaires. La région médullaire est très grande et le centre est occupé par une lacune.

3° La plante ayant annuellement deux générations successives il faut examiner :

a) Le stolon qui se développe à l'automne pour donner la tige florifère de printemps ;

b) Les modifications qui se produisent dans sa structure pendant l'évolution de la tige aérienne d'été ou d'automne;

c) Le stolon qui débute au printemps et fournit la tige dressée florifère d'été et d'automne;

d) Les formations nouvelles qui peuvent apparaître dans ce rameau pendant l'évolution de la tige de printemps de l'année suivante.

Le stolon qui passe l'hiver dans le sol et dont l'extrémité se

développe au printemps en tige florifère montre un épiderme formé de cellules à membranes minces et dépourvu de poils. L'écorce possède huit assises de cellules et aux angles sont placés de petits massifs de collenchyme peu développés. Le liber forme un anneau continu de trois ou quatre assises de cellules sur les côtés mais plus épais dans les angles. Le bois est très développé. il est facile d'y distinguer deux zones : l'une, près de la moelle, est formée de vaisseaux de petit diamètre et correspond à l'allongement souterrain du stolon ; l'autre, plus rapprochée de l'assise génératrice, montre de gros vaisseaux qui sont apparus au moment où la tige aérienne a évolué et qui sont dus surtout au plus grand développement des racines dans cette région (fig. 1, Pl. XIV). J'ai observé en effet que chez des stolons de la même génération le tissu ligneux était beaucoup moins développé chez ceux qui ne présentaient qu'un petit nombre de racines. Au centre on trouve une lacune limitée par une moelle réduite.

Pendant que se développent les rameaux souterrains dont l'extrémité donnera la tige florifère d'automne, on n'observe qu'une formation peu importante de tissu conducteur, et les nouveaux vaisseaux qui apparaissent sont semblables à ceux qui se sont formés pendant la période végétative précédente, si bien qu'il n'est pas possible de faire la distinction entre ces deux formations consécutives.

Le stolon dont l'évolution débute au printemps pour se terminer à l'automne par la tige florifère montre un épiderme sans poils. L'écorce est épaisse et le collenchyme y est un peu plus abondant que dans l'axe souterrain de la génération précédente; ce sont surtout les formations secondaires qui diffèrent. En effet, on ne trouve qu'une ou deux assises de liber et autant de bois, alors que le tissu ligneux est très développé dans le stolon d'hiver (fig. 3, Pl. XIV). Ceci tient probablement à ce que les racines y sont en petit nombre et n'ont pas une grande importance.

Pendant toute la période végétative suivante, qui ne se manifeste qu'après l'hiver, on n'observe aucune modification dans les tissus, il n'y a même pas de nouvelles formations secondaires.

Dans un stolon ayant vécu deux années, la partie correspondant à l'axe souterrain d'hiver présente deux anneaux de bois,

mais la partie qui s'est développée au printemps n'a subi aucun changement.

En résumé, le *Lamium album* présente deux générations annuelles de tiges dressées et de stolons. L'évolution du stolon qui débute au printemps passe par deux stades :

a) un stade horizontal ;

b) un stade dressé, qui donne l'axe aérien d'été.

L'évolution du stolon qui prend naissance à l'automne présente trois stades :

a) un stade oblique de bas en haut;

b) un stade horizontal avec pénétration dans le sol;

c) un stade dressé donnant la tige aérienne de printemps.

La structure des divers stolons nous permet, par la différence de développement du tissu ligneux, de distinguer ceux qui ont donné les tiges aériennes de printemps de ceux qui ont fourni les tiges florifères d'été et d'automne.

Teucrium Chamædrys.

Biologie et Morphologie externe. — Le *Teucrium Chamædrys*

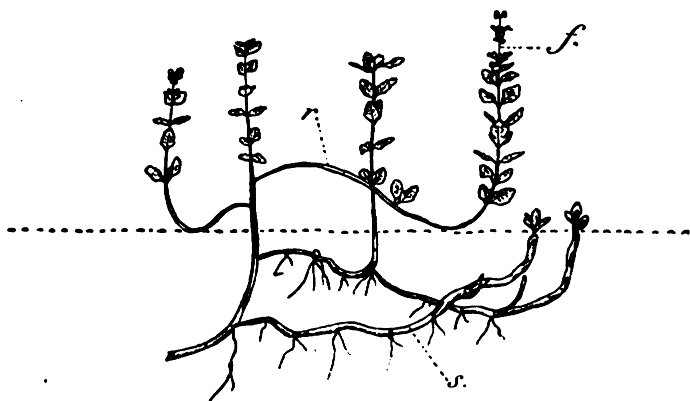


Fig. 12. — *Teucrium Chamædrys.* — Pied avec des rameaux rampants aériens *r* dont l'extrémité *f* est florifère, et des stolons souterrains *s*.

vit en général dans les bois et dans les haies, principalement dans les terrains rocailleux. Si nous examinons un pied au printemps, nous trouvons une tige aérienne grêle dont le bourgeon terminal est desséché. Cette tige se continue dans le

sol sur une assez grande longueur; les bourgeons de la partie aérienne se développent et donnent des rameaux d'abord dressés qui se couchent ensuite sur le sol et dont le bourgeon terminal se redresse l'été pour donner des fleurs (fig. 12). Sur toute leur longueur les parties rampantes sont ramifiées et les axes secondaires qui en naissent, rampants au début de leur évolution, redressent leur bourgeon terminal, qui est florifère si la ramification est près de l'origine et stérile dans le cas contraire. Ces tiges aériennes sont garnies de feuilles bien développées sur toute leur étendue, et l'on n'observe point de racines adventives; les entre-nœuds sont courts.

Les bourgeons de la partie souterraine se développent horizontalement sur une petite longueur, puis l'extrémité se redresse en rameau aérien souvent florifère, cependant quelquefois stérile. Des racines adventives se développent sur la partie souterraine seulement.

Pendant la floraison certains bourgeons axillaires du stolon souterrain, principalement sur la région d'un an ou sur celle de la période végétative précédente, évoluent dans le sol et donnent des axes souterrains allongés. Au début de leur développement ils sont doués d'un géotropisme positif, s'enfoncent dans le sol à une assez grande profondeur, puis prennent ensuite une direction horizontale. Vers la fin du mois d'août, l'allongement des stolons est terminé, leur extrémité se redresse brusquement, le bourgeon terminal sort du sol, s'allonge de quelques centimètres et porte des feuilles bien développées. Ces tiges souterraines sont peu ramifiées, chaque ramification se comporte comme l'axe principal. Dans un assez grand nombre de cas le redressement du bourgeon terminal ne s'effectue pas à l'automne, la différenciation en tige dressée n'apparaît qu'au printemps suivant.

La partie du stolon située près de son origine est de diamètre plus petit que le reste; les entre-nœuds sont tous à peu près de la même longueur, de 1 à 2 centimètres, sauf au niveau du sol où les nœuds sont très rapprochés. Les feuilles écailleuses portées par la partie souterraine se dessèchent rapidement et tombent. Les racines adventives se développent sur les entre-nœuds suivant quatre rangées longitudinales correspondant aux géné-

ratrices d'insertion des feuilles (fig. 13); elles sont bien développées sur toute la longueur du stolon.

Pendant l'hiver l'extrémité végétative aérienne du stolon se flétrit et reste à cet état jusqu'au printemps suivant. Assez fréquemment le bourgeon terminal meurt seul et, à la période végétative suivante, les bourgeons axillaires de la base de la tige aérienne qui a persisté se développent et donnent des axes florifères.

Le mode de végétation du *Teucrium Chamædrys* varie beaucoup avec les divers milieux dans lesquels végète la plante. Si elle croît dans un milieu rocailleux aéré, les stolons s'allongent considérablement, peuvent atteindre 0m,60 à 0m,80 ; mais, si le sol est tassé, les stolons sont plus courts, plus gros et plus ramifiés. Il arrive assez souvent que le sol est recouvert de mousse ; dans ce cas les stolons s'étendent au-dessous, prennent une teinte pourpre et s'allongent beaucoup. Quelquefois le bourgeon terminal du stolon qui se développe à la fin de l'été ne se redresse pas; protégé par la mousse ou les feuilles, il persiste tout l'hiver, et, au début du printemps suivant, il s'allonge de nouveau en stolon dont l'extrémité se redressera pour donner une tige florifère.

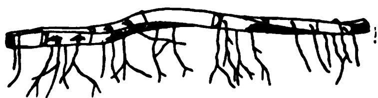


Fig. 13. — *Teucrium Chamædrys*. — Fragment de stolon montrant l'origine des racines.

Chez quelques exemplaires, la partie végétative aérienne est détruite complètement pendant l'hiver jusqu'au niveau du sol, les derniers nœuds souterrains, très rapprochés les uns des autres, donnent tous naissance à des tiges aériennes printanières; et se renflent en formant une sorte de chicot duquel partent une racine volumineuse ainsi que des stolons. Chaque année des rameaux aériens se développent sur cette partie qui atteint quelquefois la grosseur d'une noisette, et l'ensemble forme une sorte de rosette.

Par la destruction de la partie amincie le stolon peut se séparer, l'année même de sa formation, de l'axe sur lequel il s'est développé, mais ce cas est assez rare ; le plus souvent les axes souterrains sont tous rattachés les uns aux autres.

Les stolons ne meurent pas de suite, ils peuvent vivre pendant

plusieurs années et, même lorsqu'ils sont vieux, donner naissance à de nouvelles pousses souterraines. Ces ramifications sont moins vigoureuses toutefois que celles qui se développent sur une région jeune; elles peuvent évoluer de la même façon mais, le plus souvent, elles meurent lorsqu'elles ont atteint une longueur de 5 à 6 centimètres.

ANATOMIE. — Dans une plante complète nous avons à examiner les structures de la région florifère, de la base de la tige aérienne, des divers stolons et des chicots.

Dans la région florifère nous trouvons un épiderme formé de cellules à membrane externe fortement cutinisée. De distance en distance une cellule s'allonge en poil tecteur. L'écorce comprend sept ou huit assises, mais les cellules des trois assises extérieures montrent des épaississements sur toute la membrane, bien qu'elles laissent entre elles de tout petits méats, sauf dans les angles où les cellules sont pressées les unes contre les autres. Les cinq assises de cellules qui suivent ont une membrane légèrement épaissie et laissent entre elles des méats plus grands. L'endoderme a des cellules allongées tangentiellement. Le péricycle présente sur toute son étendue des îlots de fibres scléreuses. L'assise génératrice n'a fonctionné que dans les angles occupés par les faisceaux primaires; l'assise perimédullaire est lignifiée ainsi que le péricycle en contact avec l'endoderme; la moelle possède de grandes cellules.

La base aérienne de la même tige florifère montre un épiderme à cellules ne présentant que quelques poils. L'écorce est formée de neuf assises de cellules laissant entre elles des méats; les angles de la coupe sont occupés par des massifs collenchymateux bien développés. L'endoderme possède de grandes cellules et on trouve des îlots fibreux sur toute la longueur du péricycle. Le liber secondaire, continu, a sept ou huit assises de cellules toutes semblables; l'assise génératrice a donné du bois secondaire dans lequel il est possible de distinguer deux zones : l'une interne, peu épaisse, est formée de cellules ligneuses sans vaisseaux de grand diamètre, et l'autre externe, où les gros vaisseaux sont nombreux. La première zone correspond au redressement du bourgeon terminal à l'automne, et la deuxième zone, à la période de végétation plus active du printemps

et de l'été suivant. Le centre est occupé par la moelle.

Les stolons que nous avons à examiner sont les suivants :

1° Le stolon prenant naissance au printemps et se redressant en tige dressée florifère à l'automne ;

2° Le stolon prenant naissance à l'automne et se redressant en tige dressée stérile la même année;

3° Le stolon se développant à l'automne mais ne sortant pas du sol la même année;

4° Le même stolon, mais plus âgé, dont l'extrémité a évolué au printemps suivant en tige florifère;

5° Un stolon très âgé.

Premier cas. L'épiderme a disparu sur une assez grande étendue; aux endroits où il existe il est dépourvu de poils; et ailleurs il est remplacé par quelques cellules subérifiées. L'écorce présente huit ou neuf assises de cellules dont les membranes n'offrent aucun épaississement, on n'observe entre elles que de rares méats. Le collenchyme n'existe pas dans les angles. L'endoderme est bien visible et dans le péricycle on trouve de distance en distance quelques îlots de fibres scléreuses. L'anneau libérien continu est formé par trois ou quatre assises de cellules. Le bois secondaire est bien développé : près de l'assise génératrice on trouve en abondance des vaisseaux de grand diamètre et près du centre un anneau de petits vaisseaux. La zone interne correspond au développement souterrain du stolon, les grands vaisseaux, au redressement et à l'évolution de la tige dressée. Au centre se trouve la moelle formée de grandes cellules.

Deuxième cas. L'épiderme présente sur tout le pourtour de la coupe des poils assez nombreux, les uns tecteurs, les autres glanduleux. L'écorce, bien développée, possède une dizaine d'assises de cellules avec méats, pas de collenchyme dans les angles. L'endoderme est formé de petites cellules; on trouve dans le péricycle des fibres scléreuses soit isolées, soit groupées par deux ou trois. Le liber secondaire a cinq ou six assises de cellules; le bois se compose de deux anneaux distincts : l'un externe où abondent les gros vaisseaux, et l'autre, plus rapproché du centre, formé presque uniquement de cellules ligneuses. Comme dans la coupe précédente chacun de ces

anneaux correspond à une periode végétative distincte. La moelle occupe le centre.

Troisième cas. Cette coupe ne diffère de la précédente que par un développement moins grand du tissu conducteur. En effet, le liber n'est formé que de deux ou trois assises de cellules: l'assise génératrice est continue et le bois secondaire possède six assises de cellules avec quelques petits vaisseaux dans les angles. La moelle a de grandes cellules.

Quatrième cas. Lorsque le stolon a passé tout l'hiver dans le sol, l'extrémité se redresse au printemps et donne une tige florifère. Une coupe transversale dans la région souterraine nous montre un épiderme discontinu cutinisé avec des îlots subéreux. L'écorce à huit assises est dépourvue de collenchyme dans les angles. L'endoderme et le péricycle ont le même aspect que dans les coupes précédentes. Le liber est formé de sept assises de cellules et le bois secondaire est très développé, il présente deux zones comme dans un stolon d'automne dont l'extrémité s'est redressée la même année, mais l'anneau ligneux à gros vaisseaux a un développement beaucoup plus grand. La moelle est toujours présente.

Cinquième cas. Un stolon ayant vécu pendant plusieurs années est caractérisé par l'absence d'épiderme, la présence d'une couche subéreuse, une écorce formée de cellules irrégulières, pressées les unes contre les autres et aplaties, un endoderme et un péricycle peu visibles. Le liber secondaire n'est guère développé, on n'y trouve que sept ou huit assises de cellules toutes à peu près semblables. Le bois secondaire présente plusieurs anneaux concentriques; la zone la plus rapprochée du centre est formée de cellules ligneuses et l'anneau qui l'entoure montre des vaisseaux de grand diamètre. Ces anneaux alternent ainsi d'une façon régulière et chacun d'eux correspond à une période végétative. Lorsque le stolon a plus de cinq ans, il est à peu près impossible de pouvoir distinguer nettement les zones nouvellement formées.

Les chicots qui apparaissent dans quelques cas ont une structure particulière. La coupe transversale a une forme très irrégulière: l'écorce qui la limite extérieurement est généralement peu epaisse et le cylindre central est composé: 1° d'une partie

correspondant à l'axe primitif dans laquelle on voit assez nettement le liber et les anneaux du bois ; 2° d'autres parties qui sont venues se souder à la tige principale et qui apparaissent coupées en biais. D'autre part la formation des radicelles dans cette région empêche de pouvoir compter exactement le nombre de rameaux ayant pris part à la formation du chicot.

Cette étude du *Teucrium Chamædrys* peut se résumer ainsi : Dans l'évolution de la plante on trouve deux périodes végétatives correspondant chacune à la formation de stolons :

1° Au printemps, se développent les bourgeons de la région souterraine. Ce développement comprend deux stades :

a) un stade horizontal de peu de durée ;

b) un stade dressé, soit florifère, soit stérile.

2° A l'automne, apparition de nouveaux stolons avec trois stades :

a) un stade oblique de haut en bas, avec pénétration dans le sol ;

b) un stade horizontal ;

c) un stade dressé, amenant le bourgeon terminal au niveau du sol, quelquefois le faisant sortir de terre.

De l'étude de la structure des diverses parties de la plante nous pouvons conclure : la région florifère est caractérisée par l'absence de formations secondaires ailleurs que dans les angles, la présence d'une zone collenchymateuse continue au-dessous de l'épiderme et formant des massifs angulaires. La tige aérienne dressée montre des amas de collenchyme dans les angles et un bois secondaire où abondent les gros vaisseaux. Les stolons souterrains, qu'ils prennent naissance au printemps ou à l'automne, ne possèdent pas de collenchyme ; le bois secondaire qui correspond à leur évolution dans le sol est uniquement formé de cellules ligneuses, tandis que les gros vaisseaux n'apparaissent que lorsque le bourgeon se développe à l'air. Chaque période végétative est indiquée par des anneaux ligneux alternant régulièrement. — Le chicot est dû à la réunion de la base de plusieurs tiges aériennes sur lesquelles se développent des racines. Il ne renferme aucune substance de réserve.

Teucrium Scorodonia.

Biologie et Morphologie externe. — Les tiges aériennes de la plante sont dressées au printemps et portent à leur extrémité un épi florifère. La tige souterraine, suivant les terrains dans lesquels elle végète et suivant son âge, est de longueur variable, j'en ai trouvé ayant jusqu'à 2 mètres de longueur. Près de la région aérienne et sur toute la longueur du stolon le diamètre est sensiblement le même, mais dans les parties plus âgées le diamètre va en augmentant, jusqu'à atteindre quelquefois la grosseur du doigt. La région la plus jeune montre des nœuds très visibles avec des feuilles écailleuses et des racines; sur les parties âgées les écailles ont disparu, il n'y a plus aucune trace

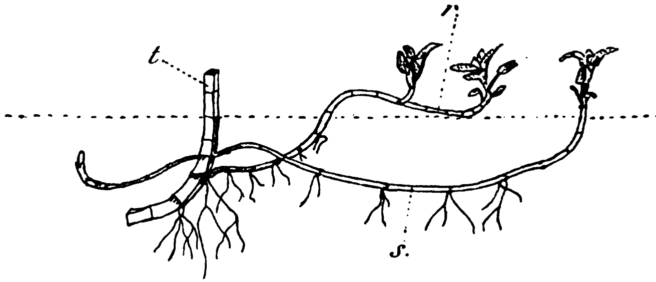


Fig. 14. — *Teucrium Scorodonia.* — Région basilaire de la tige principale *t* avec des stolons à extrémité rampante *r* et des stolons souterrains *s*.

indiquant les nœuds, et les racines, abondantes dans certains cas, dans d'autres relativement rares, sont placées très irrégulièrement.

J'ai suivi le développement des bourgeons de la partie souterraine dont l'évolution varie avec l'époque à laquelle ils s'accroissent et la place qu'ils occupent.

Lorsque, vers le mois de mai ou de juin, la tige aérienne commence à s'allonger, on observe, sur l'axe souterrain, que les bourgeons les plus rapprochés de la partie aérienne entrent en voie de développement, ils évoluent lentement, se dirigent de bas en haut et, comme ils sont très rapprochés de la surface du sol, on voit, au mois d'août, l'extrémité du rameau qu'ils ont formé arriver souvent hors de la terre. Dans ce nouveau milieu

la rapidité de croissance s'accélère et au bout de quelques jours on a une tige aérienne, incapable de se dresser complètement et qui devient rampante sur le sol (fig. 14), l'extrémité seule est dressée et ne porte jamais de fleurs. Sur toute la partie rampante il n'y a pas de racines adventives ; les feuilles sont un peu moins développées que sur la tige principale, mais les bourgeons axillaires y sont tous en voie de développement et donnent des rameaux grêles à géotropisme négatif.

A mesure qu'on s'éloigne de la tige dressée, les bourgeons axillaires du stolon souterrain se développent de plus en plus tardivement, quelques-uns même restent à l'état dormant. Ceux dont l'évolution ne débute qu'à la fin de l'été s'accroissent d'abord obliquement de bas en haut sur une longueur de quelques centimètres, puis changent de direction et s'allongent à peu près horizontalement en s'inclinant légèrement vers le bas. A partir du moment où le géotropisme négatif n'existe plus, la croissance en longueur augmente de rapidité et pendant l'automne le nouvel axe peut atteindre jusqu'à $0^m,50$ de longueur.

A la fin de l'automne, quand l'allongement est presque terminé, l'extrémité du stolon subit une nouvelle orientation, elle se redresse plus ou moins rapidement de façon à se rapprocher de la surface du sol. La partie souterraine va rester à cet état pendant tout l'hiver, puis, au printemps suivant, le bourgeon terminal se développera et donnera la tige dressée. Chez quelques stolons le bourgeon terminal devient aérien et montre des feuilles vertes qui le protègent et lui permettent de subir les rigueurs de l'hiver sans être endommagé.

L'axe florifère de l'année précédente est généralement détruit jusqu'au niveau du sol pendant la saison froide ; cependant j'ai constaté que, fréquemment, la base de cette tige persiste, les bourgeons axillaires situés dans cette région commencent à se développer pendant l'automne et, au printemps suivant, évoluent comme les extrémités des axes souterrains en donnant des tiges florifères. Ce phénomène s'observe surtout sur les pieds ne possédant que peu de formations souterraines ou n'en possédant pas du tout.

Au début de son développement le stolon montre des entre-nœuds courts, un diamètre réduit, puis, lorsqu'il est hori-

zontal, ses dimensions augmentent, les nœuds sont plus espacés, et enfin, près de la surface du sol, on note une nouvelle augmentation de diamètre.

Les feuilles écailleuses portées par les nœuds sont peu développées. Les racines apparaissent par paire sur le stolon jeune: deux paires à chaque nœud, une sur chacune des faces dépourvues de feuilles ; puis, un peu plus tard, de nouvelles racines se montrent à peu près au milieu de chaque entre-nœud, une racine sur deux des faces opposées ; enfin, dans un stolon d'un an, on trouve quelquefois une grande quantité de racines, mais celles que je viens d'indiquer conservent presque toujours une prédominance marquée sur les autres.

Le stolon dont l'extrémité s'est redressée pour donner une tige florifère ne meurt pas en même temps que disparaît la partie aérienne, il continue à vivre pendant plusieurs années. Lorsque la partie la plus jeune de ce stolon est détruite pour une cause quelconque ou se trouve dans l'impossibilité de permettre le développement de ses bourgeons axillaires, on voit croître les bourgeons des parties plus âgées. Ces bourgeons évoluent en stolons comme s'ils prenaient naissance sur la tige souterraine de l'année, mais les stolons ont moins de vigueur et donnent assez souvent des rameaux aériens stériles.

Anatomie. — La région florifère possède un épiderme porteur de poils nombreux parmi lesquels les uns sont allongés et les autres terminés par une masse arrondie glandulaire. L'écorce est formée de quatre assises de cellules et montre sur les côtés des massifs collenchymateux très développés mais ne formant pas de bourrelets saillants à l'extérieur. L'endoderme a de grosses cellules et le péricycle est sclérifié sur presque toute sa longueur. Les formations secondaires ne sont apparues que dans les angles ; l'assise périmédullaire est lignifiée et les cellules étroitement appliquées contre les fibres scléreuses du péricycle, si bien que l'assise génératrice n'a pu s'étendre d'un faisceau à l'autre. Le centre est occupé par la moelle.

La base aérienne de l'axe dressé florifère porte un épiderme avec quelques rares poils ; l'écorce a sept assises de cellules irrégulières, laissant entre elles quelques petits méats, et le collenchyme placé dans les angles est peu développé. L'endoderme

est formé de cellules ayant à peu près les dimensions des cellules corticales et l'anneau péricyclique est presque totalement formé de fibres scléreuses. Le liber secondaire a sept assises de cellules et le bois d'une épaisseur beaucoup plus grande est formé de dix à quinze assises. Dans ce tissu ligneux les vaisseaux de grand diamètre sont localisés aux endroits où existaient les faisceaux primaires ; en face des rayons médullaires il ne s'est formé que des cellules ligneuses. La moelle est au centre.

Une coupe transversale dans la région moyenne d'un stolon dont l'extrémité a donné une tige dressée florifère nous offre les caractères suivants : l'épiderme est absent sur tout le pourtour de la coupe et avec lui est disparue une grande partie de l'écorce externe. Une assise subéro-phellodermique s'est formée dans l'écorce interne. Le tissu subéreux qu'elle a donné vers l'extérieur est distribué d'une façon très irrégulière : en certains points on en trouve deux assises, en d'autres cinq ou six; à l'intérieur le phelloderme est distribué plus régulièrement. Il n'est plus possible de distinguer l'endoderme, mais le péricycle est visible et donne de distance en distance des îlots scléreux. L'assise génératrice libéro-ligneuse a donné une zone externe de liber avec prédominance marquée dans les angles. Vers l'intérieur le bois présente des vaisseaux de gros diamètre localisés dans les angles et, sur les côtés, en face des faisceaux libériens. Tout le reste est formé de cellules lignifiées imitant de larges rayons médullaires.

La partie souterraine d'un jeune stolon, à bourgeon terminal soit souterrain, soit aérien, offre à peu près la même structure, mais, dans le deuxième cas, le stolon ayant débuté plus tôt que dans le premier, les formations secondaires y sont un peu plus abondantes. — L'épiderme est à peu près dépourvu de poils; l'écorce est formée de 8 assises de grosses cellules; dans les angles on trouve des massifs collenchymateux en petite quantité. L'endoderme est formé de petites cellules; le péricycle montre des îlots scléreux nombreux dans les angles et des fibres isolées sur les côtés de la coupe. L'assise génératrice continue a donné des tissus conducteurs plus abondants en face des faisceaux primaires. Ces faisceaux sont au nombre de six, un dans chacun des angles et un autre sur deux côtés opposés.

En examinant un stolon très âgé on a une coupe limitée extérieurement par une zone subéreuse ; cependant on trouve de distance en distance des restes de l'écorce primitive. Au-dessous du liège, le phelloderme est assez bien développé et montre par endroits cinq ou six assises. Le liber forme des îlots coniques séparés par des rayons médullaires, ayant chacun une ou deux rangées de cellules. A l'extrémité des massifs libériens placés dans les angles on voit des fibres scléreuses groupées, mais tout le liber est homogène. Le bois secondaire, très développé, permet de distinguer plusieurs zones correspondant aux formations de chacune des années. Le bois de chaque période végétative débute par de gros vaisseaux qui se sont formés au printemps et à l'été et se termine par des vaisseaux de diamètre un peu plus petit. Les formations de la première année sont beaucoup plus volumineuses que celles des années suivantes, et si le stolon a végété pendant plus de trois ans, la distinction entre les diverses zones n'est plus possible. Le centre de la coupe est toujours occupé par la moelle.

En résumé l'évolution complète d'un stolon comprend trois stades :

1° un stade oblique de bas en haut;

2° un stade horizontal avec pénétration dans le sol ;

3° un stade dressé correspondant à la différenciation de l'extrémité en tige aérienne florifère.

Lorsque le bourgeon initial d'un stolon est éloigné de l'axe aérien, le premier stade s'atténue et peut même disparaître complètement.

L'anatomie montre que, par la réduction du collenchyme dans l'écorce, l'abondance des fibres péricycliques et le développement des tissus conducteurs, le stolon et la base de la tige aérienne présentent de nombreuses ressemblances. La région florifère a une structure tout à fait différente.

CHAPITRE II

GERMINATION

I. — HISTORIQUE

La germination des Labiées n'a fait l'objet d'aucun travail d'ensemble. Le seul auteur qui ait suivi l'évolution de quelques plantules est Irmisch (1). Pour chaque espèce étudiée il a décrit la forme des cotylédons; d'autre part il a constaté que la plupart des stolons souterrains apparaissaient au nœud cotylédonaire mais que ces bourgeons pouvaient aussi évoluer en tiges rampantes aériennes (*Lamium album*).

Enfin Briquet (2), pour chacune des espèces qu'il signale dans le mémoire que nous avons mentionné plus haut, a indiqué sommairement le mode d'apparition des stolons.

II. — OBSERVATIONS

Lycopus europæus.

MORPHOLOGIE EXTERNE. — La graine de *Lycopus europæus* est petite et germe difficilement. J'ai fait de nombreux semis à des époques différentes et sur divers milieux ; dans tous les cas les graines n'ont commencé à se développer qu'au début du printemps, au mois de mars. La germination est épigée. Les cotylédons, accolés l'un à l'autre pendant quelques jours, se séparent ; chacun d'eux est supporté par un pétiole court et présente un limbe cordiforme avec une ou deux petites pointes à l'extrémité.

La gemmule se développe très lentement, elle donne au mois de juin une tige aérienne mesurant de 2 à 5 centimètres de hauteur (fig. 15) ; les cotylédons existent encore, ils ont pris

(1) Irmisch, *Beiträge.... loc. cit.*.
(2) Briquet, *loc. cit.*

une teinte verte. Les nœuds sont très rapprochés les uns des autres et les feuilles qu'ils portent ne sont que peu développées, celles qui sont dans la région la plus voisine des cotylédons possèdent un limbe peu denté, puis la forme de la feuille se modifie peu à peu à mesure que l'on s'approche de l'extrémité de la tige, pour prendre l'aspect que l'on observe dans la plante adulte.

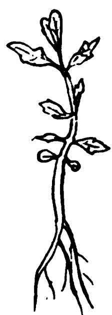


Fig. 15. — *Lycopus europæus*. — La plantule au mois de juin.

A la fin du mois de juillet la tige a atteint son complet développement, et mesure de 12 à 15 centimètres de hauteur, elle est complètement dépourvue de fleurs. A ce moment, on voit cette tige se courber et l'extrémité libre se rapprocher du sol, jusqu'à devenir rampante, mais le bourgeon terminal est toujours dressé.

Pendant l'évolution de la tige aérienne la racine principale a disparu et des racines adventives se sont développées sur l'axe hypocotylé, la base de la tige s'est enfoncée dans le sol et les cotylédons sont tombés (fig. 2, Pl. XI).

Lorsque arrive le mois d'août on voit apparaître les stolons: ils sont fournis par les bourgeons souterrains de la base de la tige. Le nœud qui portait les cotylédons est le premier dont les bourgeons commencent à se développer; ils s'accroissent lentement, donnent un axe très grêle de 1 à 3 centimètres de lon gueur avec trois ou quatre entre-nœuds, puis, brusquement, le stolon se renfle, le bourgeon terminal se redresse et arrive au niveau du sol (fig. 16).

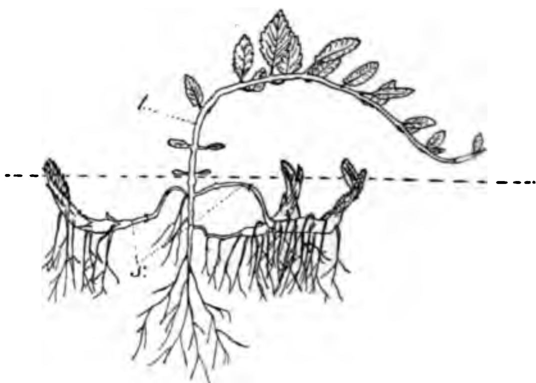


Fig. 16. — *Lycopus europæus*. — Un pied à la fin de la première année. La tige principale *t* est couchée sur le sol et les stolons souterrains *s* sont développés.

La partie amincie de ce stolon porte, aux nœuds, des racines

très petites, la partie renflée n'en montre pas pendant un certain temps. Les écailles de la partie initiale sont très réduites et ne persistent pas. A partir du point où le renflement apparaît, l'aspect change complètement, on ne trouve plus d'écailles mais des feuilles allongées et très découpées, se recouvrant les unes les autres, car les nœuds sont très approchés.

Si plusieurs nœuds de la base de la tige sont souterrains, les bourgeons qu'ils portent peuvent évoluer comme ceux que nous venons de voir, mais en montrant au début de leur développement une direction oblique de bas en haut.

Chez quelques exemplaires, rares cependant, le nœud cotylédonaire est resté aérien, les bourgeons se sont développés en axes rampants dont l'extrémité est quelquefois souterraine; dans ce cas le stolon résiste à la mauvaise saison; mais lorsque la nouvelle pousse est complètement aérienne, elle disparaît.

Pendant tout l'hiver ce bourgeon terminal reste souterrain, et durant son séjour dans le sol on voit se développer des racines volumineuses, mais peu longues; ce n'est qu'au printemps suivant, alors que se développera le bourgeon terminal en tige aérienne florifère, que les racines s'accroîtront et se multiplieront.

L'axe aérien stérile de la première année se flétrit complètement, ainsi que la partie mince du stolon.

Anatomie. — La région terminale de la tige aérienne offre la structure suivante : un épiderme avec poils tecteurs et glandulaires au-dessous duquel les cellules corticales sur huit assises laissent entre elles des méats nombreux, à peu près de la taille des cellules. Dans les angles, des massifs collenchymateux sont bien développés. L'endoderme est formé de cellules arrondies et le péricycle, avec des éléments beaucoup plus petits, montre, en face des faisceaux primaires, des îlots de fibres scléreuses. Les formations secondaires ne sont que peu développées, on ne les observe qu'entre le bois et le liber des faisceaux primaires et sur deux des côtés de la coupe, sur les deux autres l'assise génératrice n'est pas continue; la zone périmédullaire est lignifiée, ainsi que le péricycle, et a empêché l'extension de cette assise génératrice. Le centre de la coupe est occupé par une lacune.

La base de la tige, dans la région la plus rapprochée de l'axe

hypocotylé est formée d'un épiderme avec quelques poils; l'écorce a une épaisseur beaucoup plus grande que dans la coupe précédente, elle a douze ou treize assises de cellules laissant entre elles de grands méats, et le collenchyme fait défaut dans les angles. L'endoderme montre des cellules allongées tangentiellement et le péricycle possède quelques fibres scléreuses en face des faisceaux primaires. L'assise génératrice est continue; à l'extérieur elle a donné, sur deux des côtés de la coupe, une ou deux assises de liber alors que sur les deux autres il y en a cinq ou six. Le bois secondaire est aussi plus abondant sur ces deux derniers côtés, bien que l'on n'y trouve que des cellules ligneuses, les vaisseaux de grand diamètre restant localisés dans les angles. La moelle centrale est résorbée et remplacée par une lacune.

La partie amincie du stolon est limitée par un épiderme porteur de quelques poils tecteurs; l'écorce, très développée, a douze assises de cellules avec grands méats, et le collenchyme angulaire n'existe pas. L'endoderme est formé de cellules allongées tangentiellement et le péricycle a des îlots scléreux. L'assise génératrice est continue, mais les formations secondaires sont très réduites : une ou deux assises de bois et de liber. La partie centrale est totalement occupée par la moelle.

La partie renflée du stolon possède un épiderme caractérisé par des poils plus abondants que dans la région amincie; l'écorce y est un peu plus épaisse, les méats occupent de grands espaces et les formations secondaires ne sont pas encore apparues sur les côtés. La moelle est dépourvue de lacune.

Cette étude peut se résumer ainsi :

Le stolon qui prend naissance au nœud cotylédonaire passe par deux stades :

1° un stade horizontal;

2° un stade dressé;

tandis que celui qui naît sur l'axe épicotylé débute par un stade oblique de bas en haut qui n'existe pas dans le premier cas.

L'anatomie nous montre que la base de la tige aérienne la plus rapprochée des cotylédons offre la même structure que la partie amincie du stolon.

Stachys silvatica.

Morphologie externe. — Les graines germent facilement, même en hiver, lorsqu'elles sont placées dans un milieu convenable. La germination demande de dix à quinze jours. Les cotylédons sortent de terre, ils sont arrondis avec une échancrure sur le bord antérieur, dépourvus de poils; ils prennent rapidement une coloration verte.

Il faut considérer deux cas, car le mode d'évolution de la plantule diffère un peu suivant que la germination s'effectue à la fin de l'été ou en hiver.

Si les graines se développent pendant l'hiver ou même au début du printemps, l'évolution du bourgeon terminal est très lente. A la fin du mois d'août la plantule atteint une hauteur de 10 à 12 centimètres au maximum, elle a des feuilles nombreuses portées par des nœuds très rapprochés. Pendant cette évolution on remarque que la racine principale primitive disparaît rapidement pour être remplacée par des racines adventives et que les bourgeons placés à l'aisselle des cotylédons grossissent et s'allongent de 1 centimètre environ (fig. 3, Pl. XII). A la fin du mois d'août, et même au début de septembre, le bourgeon terminal commence à s'accroître beaucoup plus vite et, en même temps, on observe une courbure très nette à l'endroit où la croissance se manifeste. Cette partie de tige évolue rapidement et devient rampante (fig. 17).

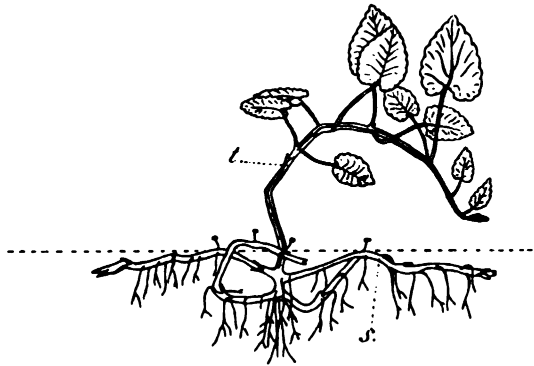


Fig. 17. — *Stachys silvatica.* — A la fin de la première année, la tige aérienne *t* devient rampante et les stolons souterrains *s* sont développés.

A ce moment les bourgeons cotylédonaires et, plus tard, ceux de la tige dressée qui surmonte les cotylédons se dévelop-

pent aussi et donnent des stolons aériens semblables aux stolons analogues d'origine souterraine que l'on trouve à la base de la tige aérienne d'un pied adulte.

Si la germination a lieu à la fin de l'été, la partie végétative dressée de la plantule se développe très peu, présente deux ou trois nœuds et, aussitôt après, le bourgeon terminal évolue rapidement en stolon aérien.

Chacun des stolons s'allonge, l'extrémité reste aérienne et, le bourgeon terminal se redressant à l'approche de l'hiver, les feuilles se développent pour protéger le point végétatif. C'est ce bourgeon dressé qui se développera au printemps suivant pour donner une tige florifère.

Le plus souvent, avant que les bourgeons du nœud cotylédonaire se développent, la base de la tige s'est enfoncée dans le sol, et les stolons ont une origine souterraine.

Anatomie. — Au point de vue anatomique, si nous considérons la base de la tige dressée, nous trouvons un épiderme avec des poils, une écorce formée de six assises, les angles sont occupés par de petites masses de collenchyme, le péricycle possède quelques rares fibres scléreuses en face des faisceaux primaires, le bois et le liber sont bien développés; au centre la moelle est formée de grandes cellules.

La structure de la partie rampante de l'axe principal diffère de la précédente par une quantité un peu plus grande de collenchyme dans les angles et un péricycle montrant des fibres bien développées en face des faisceaux primaires.

En comparant ces structures à celles que nous avons trouvées dans la plante adulte, nous voyons que la base de la tige de la plantule a une structure semblable à celle de la base de la tige végétative aérienne; la partie rampante de la tige venant de la germination, par son collenchyme un peu plus développé que précédemment, est identique à la partie aérienne d'un stolon d'origine aérienne.

En résumé : si nous comparons l'évolution de la plantule à celle des diverses parties de la plante adulte, nous voyons que le développement des bourgeons de la base de la tige végétative de cette dernière correspond à celui de la plantule; ce rap-

prochement est confirmé par une structure semblable de ces deux parties.

Stachys palustris.

Morphologie externe. — Pour germer, la graine de *Stachys palustris* demande beaucoup d'humidité, mais, placée dans un milieu convenable, elle se développe en toutes saisons. Les plantules qui évoluent à l'automne se flétrissent pendant l'hiver; seules celles qui apparaissent au printemps continuent à croître.

La germination est épigée, les cotylédons sortent de terre et sont bien développés, ils ont un pétiole court, un limbe lancéolé terminé par une petite pointe et verdissent rapidement. La gemmule s'accroît assez vite et donne dans quelques cas des tiges aériennes ayant 40 à 50 centimètres de hauteur, dans d'autres, des axes de dimensions plus réduites mais toujours dépourvus de fleurs.

A la base de la tige aérienne, les cotylédons tombent lorsque l'axe épicotylé se développe; les bourgeons placées à leur aisselle commencent à pousser en général au mois de juin, ils s'allongent horizontalement sur le sol sur une petite distance et pénètrent bientôt à l'intérieur. Sur toute cette partie rampante le diamètre est petit. Cet allongement des stolons est favorisé par la présence de l'eau. Aussitôt que l'extrémité est souterraine, le bourgeon terminal se renfle, et présente une croissance moins rapide et des entre-nœuds plus courts. L'extrémité se redresse au mois d'août, au moment où cesse la croissance en longueur.

Il arrive parfois que l'extrémité de ces stolons ne parvient pas à pénétrer dans le sol, mais les bourgeons axillaires se développent et les rameaux qui en naissent sont doués d'un géotropisme positif plus marqué que celui de l'axe principal, ils se dirigent immédiatement vers le sol et la plupart d'entre eux s'enfoncent dans la terre.

Les bourgeons cotylédonaires ne sont pas les seuls à se développer : ceux qui sont au-dessus peuvent aussi donner des stolons rampants et se comporter comme les premiers, mais ils peuvent aussi fournir des tiges aériennes, ce qui n'arrive jamais pour

les premiers. D'ailleurs les bourgeons de l'axe épicotylé ont une direction ascendante au début de leur évolution.

Chacun des axes rampants est, au début, d'un petit diamètre, les nœuds sont rapprochés et s'espacent à mesure que l'on s'éloigne de la tige principale. Aux nœuds aériens, on trouve des feuilles écailleuses dentelées sur les bords, mais, dans le sol, ces écailles sont plus réduites et généralement triangulaires.

Les racines font défaut sur la région aérienne, mais, sur la partie aquatique ou souterraine, elles apparaissent au nombre de quatre à chaque nœud; la partie renflée en est dépourvue.

Pendant l'hiver, la tige aérienne disparaît complètement ainsi que la partie amincie du stolon; sur la partie renflée se développent des racines qui puiseront dans le sol la nourriture nécessaire à la croissance du bourgeon terminal.

Anatomie. — Dans la tige dressée principale deux régions sont à examiner : 1° la partie terminale; 2° la région la plus rapprochée des cotylédons.

Une coupe à l'extrémité de la tige présente un épiderme avec poils, une écorce comprenant quatre ou cinq assises de cellules arrondies, serrées les unes aux autres dans la région la plus rapprochée de l'épiderme, puis espacées dans le tissu sous-jacent. Dans les angles, ces cellules sont rapprochées, leur membrane est épaissie et l'ensemble forme des massifs de collenchyme qui refoulent l'épiderme vers l'extérieur. L'endoderme est formé de cellules aplaties tangentiellement et le péricycle possède des îlots scléreux en face des faisceaux primaires. Les formations secondaires sont bien développées dans les angles, l'assise génératrice s'étend latéralement, mais les deux bords ne parviennent pas à se rejoindre d'un faisceau à l'autre. L'assise périmédullaire et le péricycle sont lignifiés sur toute leur étendue et au centre on trouve une grande lacune.

La base de la tige aérienne a un épiderme sans poils. L'écorce présente une zone externe de trois assises de cellules ne laissant entre elles que de très petits méats et une zone interne plus épaisse que la précédente, formée de cellules arrondies et contenant des canaux aérifères très développés. Le collenchyme n'existe pas dans les angles. Les cellules endodermiques sont allongées tangentiellement et sont plus grandes que celles du

tissu cortical voisin. Le péricycle possède des fibres scléreuses groupées en face des faisceaux primaires. L'assise génératrice est continue et a donné un tissu conducteur très abondant dans les angles mais n'ayant qu'un petit développement sur les côtés. Une grande lacune occupe le milieu de la coupe.

Dans le stolon il faut considérer la région aérienne près de l'origine et le renflement terminal souterrain.

Dans la partie initiale du stolon on trouve un épiderme sans poils. L'écorce montre, comme dans la coupe précédente, deux zones très nettement différenciées, l'une externe à petits méats, l'autre interne à grandes lacunes. L'endoderme possède des cellules aplaties et les fibres péricycliques sont placées en dehors du liber primaire. Les formations secondaires n'occupent chacune que deux ou trois assises de chaque côté du cambium, mais sont beaucoup plus développées dans les angles. La lacune centrale occupe la plus grande partie de la coupe.

Enfin, la zone différenciée à l'extrémité du stolon est caractérisée par un épiderme sans poils, une écorce avec huit ou dix assises de cellules petites ne laissant entre elles que des méats de peu d'importance et n'ayant pas d'éléments collenchymateux dans les angles. Les cellules endodermiques ont la même forme que dans les coupes précédentes et le péricycle est dépourvu de fibres scléreuses. Les faisceaux libéro-ligneux primaires sont placés aux angles ; entre le bois et le liber est apparue l'assise génératrice qui s'étend latéralement mais qui n'a point donné de tissus secondaires sur les côtés, car cette région est très jeune. La moelle, qui a un grand développement, occupe toute la région centrale.

En résumé, les stolons qui proviennent des bourgeons cotylédonaires passent par deux stades :

1° un stade horizontal aérien avec pénétration dans le sol;

2° un stade dressé avec différenciation du bourgeon terminal.

Ceux qui naissent des bourgeons situés au-dessus des cotylédons possèdent un stade oblique au début de leur évolution.

La structure du stolon est la même que celle de la base de la tige aérienne.

Scutellaria galericulata.

Morphologie externe. — Les graines se développent difficilement ; elles ont besoin d'un milieu nettement humide. La germination ne s'effectue qu'au printemps. Les feuilles cotylédonaires sont petites, un peu allongées et pointues à l'extrémité ; elles verdissent rapidement et ne tardent pas à disparaître. Le bourgeon terminal s'accroît assez vite pour donner une tige aérienne peu ou pas ramifiée, le plus souvent stérile, mais qui peut quelquefois porter des fleurs. A mesure que cet axe se développe, la base de la tige s'enfonce dans le sol, et au mois de juillet, lorsque la croissance aérienne est à peu près terminée, les bourgeons des nœuds souterrains commencent à pousser. Les bourgeons placés à l'aisselle des cotylédons donnent les premiers des rameaux souterrains : chacun d'eux débute par une région très grêle, s'allonge d'abord horizontalement, puis s'enfonce dans le sol en même temps que son diamètre augmente ; le bourgeon terminal de ces stolons est dissocié et, au mois de septembre, leur extrémité se redresse en présentant à la courbure un petit renflement. Ces tiges souterraines sont généralement ramifiées.

De chacun des autres nœuds souterrains de l'axe primitif se détachent un ou deux rameaux évoluant de la même façon que celui que nous venons d'étudier.

Les nœuds aériens les plus rapprochés du sol ne donnent pas de stolon, sauf dans le cas où la base de la tige n'est pas souterraine, mais les axes rampants qui se développent alors n'ont qu'une courte durée, car ils n'arrivent que rarement à pénétrer dans le sol.

Chaque stolon possède aux nœuds des feuilles écailleuses assez réduites ; les entre-nœuds sont allongés. Les racines, d'abord au nombre de deux, à l'aisselle des écailles, ne se montrent que tardivement, elles sont très petites sur la partie amincie du stolon et plus développées dans la région qui précède immédiatement la courbure terminale.

A la fin de l'automne, la tige aérienne se flétrit, pour mourir pendant l'hiver ainsi que la partie mince de la tige souter-

raine. Au printemps suivant, le bourgeon terminal donnera une tige aérienne florifère et généralement très ramifiée.

ANATOMIE. — La partie terminale de la tige, qu'elle soit stérile ou qu'elle soit florifère, a la même structure : un épiderme avec des poils, une écorce peu épaisse avec des massifs collenchymateux angulaires importants, un endoderme à grosses cellules, un péricycle possédant des îlots fibreux en face des faisceaux primaires. L'assise génératrice libéro-ligneuse est discontinue et manque sur les côtés de la coupe, car la zone périmédullaire est sclérifiée ainsi que le péricycle. Au centre une lacune remplace presque totalement la moelle.

La base de l'axe épicotylé diffère de la région précédente. L'épiderme y est formé de cellules aplaties dont quelques-unes commencent à disparaître et les cellules sous-jacentes sont subérifiées. L'écorce a huit assises de cellules laissant entre elles des méats ; le collenchyme n'est plus représenté que par des groupes de cinq ou six cellules. L'endoderme est formé de gros éléments et le péricycle est scléreux à l'extérieur du liber primaire. Les formations secondaires sont très développées dans les angles, les vaisseaux ligneux y sont abondants alors que l'on n'en trouve que très peu sur deux des côtés et que sur les deux autres l'assise génératrice ne s'est pas étendue. La moelle fait défaut au centre.

La partie la plus âgée du stolon montre un épiderme à cellules arrondies avec membrane externe légèrement cutinisée; l'écorce, très épaisse, présente de grands méats, et le collenchyme est à peine figuré dans les angles. L'endoderme a des cellules légèrement allongées tangentiellement ; le péricycle a les mêmes caractères que précédemment. Les formations secondaires sont peu développées sur deux côtés opposés et sur les deux autres elles font défaut; la zone périmédullaire et le péricycle sont lignifiés, ce qui donne à la partie centrale de la coupe l'aspect d'un losange évidé, car la moelle est résorbée.

Cette étude peut se résumer ainsi : le stolon a toujours pour origine un bourgeon souterrain. Son évolution passe par deux stades :

1° un stade horizontal ;

2° un stade dressé.

L'épaisseur de l'écorce, la présence de méats et la réduction du collenchyme sont autant de caractères qui montrent les rapports entre la base de la tige aérienne et le stolon.

Monarda mollis.

MORPHOLOGIE EXTERNE. — La germination ne commence qu'au printemps, les graines semées en hiver et au mois de février ne se développent qu'au mois de mars. Les cotylédons sont soulevés hors de terre, ils sont faiblement pétiolés, leur limbe arrondi, un peu plus large à l'extrémité libre que près de la tige, présente sur le bord une échancrure assez profonde. A leur sortie du sol, ils sont incolores puis prennent au bout de

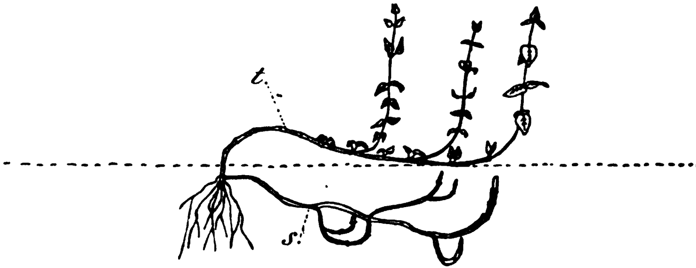


Fig. 18. — *Monarda mollis*. — Jeune pied avec la tige aérienne *t* couchée sur le sol, et les stolons souterrains *s*.

quelques jours une coloration rougeâtre qui passe au vert, et tombent ensuite (fig. 6, Pl. XIII).

Pendant que la gemmule se développe en donnant une tige dressée à feuilles colorées en pourpre qui ne verdissent que très lentement, cet axe primaire se couche quelquefois sur le sol, et à la fin de la croissance ses bourgeons se développent en rameaux aériens. La plante ne produit pas de fleurs pendant la première année.

Durant l'accroissement de la tige, la racine principale qui était peu développée disparaît ; la base de la tige aérienne s'enfonce dans le sol et des racines adventives longues et ramifiées se développent.

Au mois d'août, lorsque la plantule a terminé son développement, des stolons apparaissent sur la région souterraine.

Les bourgeons du nœud cotylédonaire se développent rapidement en tiges souterraines qui se ramifient de bonne heure, la partie de ces rameaux la plus rapprochée de l'origine est mince, puis, à mesure que l'on s'éloigne, leur diamètre augmente pour rester constant à partir du troisième nœud (fig. 18). Ces stolons s'allongent horizontalement, puis pénètrent dans le sol et enfin se redressent à l'automne, tout en laissant le bourgeon terminal sous terre. A chaque nœud on trouve des écailles bien développées et qui persistent longtemps. Les racines ne se développent aux nœuds que lorsque la croissance en longueur est à peu près terminée.

Les quelques bourgeons souterrains situés au-dessus des précédents peuvent aussi se développer et donner des stolons ayant une évolution semblable à celle qui vient d'être étudiée.

Pendant l'hiver toute la partie aérienne meurt.

Anatomie. — La région terminale de la tige aérienne présente une structure très voisine de celle qui a été observée dans la partie florifère. L'épiderme est muni de poils, l'écorce est peu épaisse et le collenchyme très développé dans les angles. L'endoderme montre des cellules allongées tangentiellement; le péricycle est formé d'éléments beaucoup plus petits. Les formations secondaires sont localisées dans les angles; cependant l'assise génératrice s'est étendue latéralement, mais les bords ne sont pas parvenus à se rejoindre sur les côtés; la zone périmédullaire est sclérifiée. La moelle est résorbée au centre.

La partie située immédiatement au-dessus de l'axe hypocotylé est le plus souvent souterraine lorsque la croissance est achevée; elle est limitée par un épiderme avec quelques poils, au-dessous duquel les cellules corticales sont disposées suivant huit assises: les plus externes sont aplaties et les plus rapprochées du centre sont sphériques. Le collenchyme n'est que peu visible dans les angles. Les cellules endodermiques sont plus grosses que leurs voisines et le péricycle n'a point d'éléments fibreux. L'assise génératrice est continue; elle donne à l'extérieur un anneau libérien et à l'intérieur une zone lignifiée plus importante dans les angles où se trouvent des vaisseaux de grand diamètre. Le centre de la coupe est occupé par une lacune.

Une coupe transversale dans le stolon souterrain montre un

épiderme sur lequel on n'observe que de rares poils. L'écorce est formée de cellules serrées les unes contre les autres, ne laissant entre elles que des méats peu nombreux et très réduits; le collenchyme, dans les angles, n'est représenté que par trois ou quatre cellules ayant une membrane peu épaissie. L'endoderme a des cellules volumineuses et le péricycle est semblable à celui de la tige dressée. Le liber secondaire forme un anneau complet comprenant cinq assises et le bois est presque aussi développé sur les côtés que dans les angles. La moelle occupe toute la partie centrale.

L'étude de la germination chez le *Monarda mollis* peut se résumer ainsi :

La graine a une germination épigée, l'axe dressé qui en résulte est généralement stérile la première année ; la base devient souterraine et les bourgeons évoluent en stolons.

L'évolution complète d'un stolon issu de l'aisselle d'un cotylédon passe par deux stades :

1° un stade horizontal avec pénétration dans le sol ;

2° un stade dressé.

Les autres bourgeons souterrains peuvent évoluer en stolons se comportant de la même façon.

La structure de la base de l'axe épicotylé et celle du stolon sont à peu près semblables.

Mentha.

Morphologie externe. — J'ai fait des semis de plusieurs espèces de *Mentha* et j'ai obtenu les résultats suivants. Toutes les graines ne commencent à se développer qu'au mois de mars, bien que quelques-unes soient restées dans le sol depuis le mois d'octobre. Chez toutes, la germination est épigée ; quelques plantules diffèrent les unes des autres par la forme des cotylédons. Dans le *Mentha viridis* les cotylédons sont très faiblement pétiolés et le limbe est arrondi ; chez le *Mentha crispa*, la forme est un peu plus allongée, et chez les *Mentha rotundifolia*, *M. piperita* et *M. aquatica* le pétiole est plus long, le limbe est pointu à l'extrémité, et de chaque côté du pétiole

on trouve un petit denticule qui fait défaut dans les deux premières espèces (fig. 4, 5, Pl. XIII).

Le développement de la plantule se fait à peu près avec la même rapidité, si l'on a soin de placer chacune des espèces dans le milieu où elle a l'habitude de croître. Dans d'autres circonstances il n'en est pas ainsi : si l'on cultive, par exemple, des exemplaires de *Mentha aquatica* dans un terrain sec, l'axe épicotyle ne prend qu'un petit développement et le plus grand nombre des pieds meurent.

Au début, la croissance est lente, les entre-nœuds sont courts, puis, au mois de mai, on note un développement plus rapide, si bien que la tige aérienne a terminé sa croissance au mois d'août. Cette tige est stérile et parmi les nombreux pieds que j'ai cultivés aucun d'eux n'a donné de fleurs.

Ce n'est que lorsque la partie aérienne a terminé son évolution que les stolons commencent à apparaître.

Les bourgeons placés à l'aisselle des cotylédons se développent les premiers dans toutes les espèces.

Dans le *Mentha viridis* la base de la tige principale est souterraine lorsque commence le développement de ces bourgeons. Les stolons qui en proviennent s'accroissent horizontalement dans le sol sur une longueur qui peut atteindre 30 à 40 centimètres dans certains cas, puis leur extrémité, à l'approche de l'hiver, se redresse tout en restant souterraine et se renfle légèrement. Les entre-nœuds sont de petit diamètre près de l'origine. A chaque nœud les feuilles écailleuses sont bien développées et persistent jusqu'au développement du bourgeon placé à leur aisselle. Sur la partie redressée les écailles ont des dimensions plus grandes et on peut y distinguer un pétiole. Les racines se développent pendant la croissance du stolon jusqu'aux nœuds très rapprochés de l'extrémité. Il s'en forme d'abord deux à chaque nœud, puis il en apparaît de nouvelles plus tard. Quelques jours après l'accroissement des bourgeons du nœud le plus bas, un certain nombre d'autres bourgeons situés au-dessus se développent à leur tour en stolons évoluant de la même façon.

Chez le *Mentha crispa*, le mode de développement est semblable à celui que l'on vient d'étudier.

Dans les plantules des *Mentha rotundifolia* et *M. piperita* la

derme a de petites cellules et le péricycle des fibres scléreuses, sauf toujours chez le *Mentha aquatica*. Le liber et le bois secondaires sont bien développés.

Les rameaux rampants aériens que l'on observe chez les plantules de *Mentha rotundifolia* et de *M. piperita* diffèrent un peu de ceux qui ont une origine souterraine. L'épiderme a des poils un peu plus nombreux, l'écorce a en moyenne une ou deux assises de cellules de moins et le collenchyme angulaire y est un peu plus visible. L'endoderme, le péricycle et les tissus conducteurs n'offrent rien de particulier.

On peut résumer ainsi les résultats obtenus :

L'axe dressé est stérile la première année, souvent aussi la deuxième année, et ne fleurit en général que pendant la troisième. La base de l'axe épicotylé, chez les espèces ne possédant que des stolons souterrains, s'enfonce dans le sol et les bourgeons cotylédonaires se développent en rameaux hypogés. Dans les espèces ayant des stolons aériens et des stolons souterrains, le nœud cotylédonaire reste le plus souvent hors du sol et les bourgeons évoluent en tiges rampantes mi-aériennes, mi-souterraines.

L'évolution du stolon passe par deux stades :

1° un stade horizontal complètement souterrain (*Mentha viridis*), ou mi-aérien, mi-souterrain (*Mentha rotundifolia*).

2° un stade dressé, avec différenciation du bourgeon terminal.

L'examen des coupes des diverses parties de la plantule permet de différencier la région terminale de la tige dressée de la partie basilaire. La structure des stolons souterrains, aussi bien que celle des axes rampants aériens, est très voisine de celle de la base de l'axe épicotylé.

Lamium album.

Morphologie externe. — Les semences germent facilement et donnent, au bout d'une vingtaine de jours, des plantules avec des cotylédons aériens un peu allongés présentant une échancrure à l'extrémité. Les feuilles cotylédonaires sont pétiolées et possèdent de chaque côté de la base du limbe une petite dent.

Si la germination s'effectue à la fin de l'été, la tige n'a pas le temps de se développer complètement et meurt pendant l'hiver.

C'est principalement au printemps que les graines germent avec le plus de rapidité.

Lorsque les cotylédons sont sortis de terre, ils prennent une coloration verte et le bourgeon terminal commence à croître. L'axe épicotylé présente, à la base, des nœuds très rapprochés puis la rapidité de croissance s'accentue et les entre-nœuds ont une plus grande longueur. Au mois de juillet, la jeune plante montre une tige dressée, quelquefois couchée sur le sol et dont l'extrémité porte parfois mais rarement des fleurs.

Pendant ce développement, la racine principale de la plantule disparaît pour être remplacée par de nombreuses racines adventives ramifiées.

Si l'on examine la base de la tige, deux cas peuvent se présenter : 1° les nœuds inférieurs peuvent être aériens; 2° ils peuvent être souterrains.

Dans le premier cas, le nœud porteur des cotylédons est très rapproché du sol, les bourgeons qu'il porte se développent pendant l'été en tiges rampantes dont le bourgeon terminal est toujours dressé, et quand ces rameaux ont atteint une longueur de 6 à 7 centimètres, l'extrémité évolue en tige aérienne florifère. Sur toute la partie rampante les nœuds portent des feuilles vertes moins grandes que celles de la tige principale et quelques racines de peu d'importance. D'autre part, au nœud cotylédonaire de nombreuses racines sont apparues qui fixent solidement la plante au sol. Les nœuds situés au-dessus du précédent portent des bourgeons qui évoluent en rameaux aériens à géotropisme négatif.

Dans le deuxième cas, de beaucoup le plus fréquent, lorsque la base de la plantule est souterraine, les bourgeons cotylédonaires entrent les premiers en voie de développement. Ils s'allongent horizontalement en stolons qui se redressent pour donner une tige aérienne florifère et portent, dans le sol, des feuilles écailleuses persistantes un peu allongées à extrémité légèrement aplatie. Les autres bourgeons souterrains appartenant à l'axe épicotylé donnent aussi des rameaux ayant un

développement analogue au précédent mais chez lesquels la région souterraine est moins étendue.

Avant que ces premiers rameaux aient achevé leur croissance, on observe, aussi bien dans le premier que dans le second cas, le développement d'autres bourgeons. Tout près du nœud qui portait les cotylédons, à la face inférieure du stolon ou du rameau rampant, un bourgeon s'accroît rapidement et donne un stolon souterrain qui pénètre dans le sol, en faisant avec l'axe sur lequel il naît un angle d'environ 45°. Cette péné-

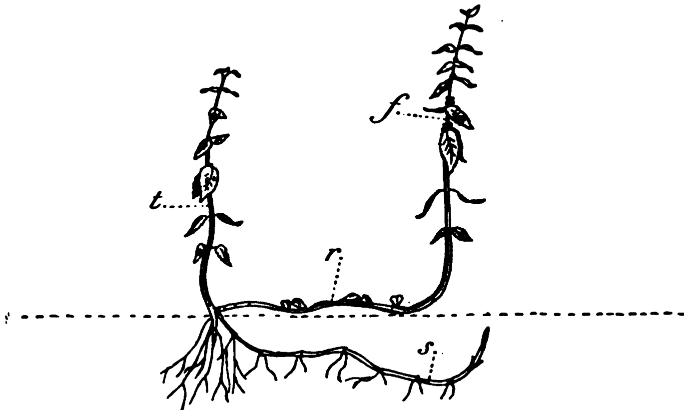


Fig. 19. — *Lamium album.* — A la fin de la première année — *t*, tige principale — *r*, rameau rampant à extrémité redressée florifère *f* — *s*, stolon souterrain.

tration dans le sol se manifeste sur une longueur de quelques centimètres, puis l'allongement devient ensuite horizontal. Cette tige s'accroît pendant l'automne et, lorsqu'approche l'hiver, son extrémité se redresse et arrive au niveau du sol (fig. 19). Les autres bourgeons du rameau qui a produit ce stolon peuvent aussi se développer de la même façon. Toutes les tiges souterraines qui se sont ainsi formées pendant cette deuxième période de croissance ont les mêmes caractères : elles sont beaucoup plus longues que celles qui ont pris naissance au printemps, leurs nœuds sont plus espacés et leurs feuilles écailleuses ne présentent plus un pétiole et un limbe distincts. Les racines qu'elles portent apparaissent d'abord au nombre de quatre à chaque nœud, puis il peut s'en développer de nouvelles, principalement dans la région qui avoisine la courbure terminale.

Il arrive quelquefois que le bourgeon terminal sort de terre et montre un bouquet de feuilles protectrices.

Pendant l'hiver toutes les parties aériennes de la plante meurent, sauf le bourgeon terminal parfois aérien des stolons.

Quelques semis que j'avais faits tardivement m'ont donné les résultats suivants : La plantule s'est développée au mois d'octobre et à donné un axe court, à nœuds rapprochés et porteurs de feuilles vertes entourant presque complètement le bourgeon terminal. Pendant l'hiver les bourgeons des nœuds inférieurs ont évolué en stolons souterrains dont l'extrémité ne s'est différenciée qu'au printemps suivant. Il y a donc, dans ce cas, une période végétative de moins que si la germination a lieu au printemps.

Anatomie. — L'axe principal de la plantule offre deux régions intéressantes : la partie terminale, assez souvent florifère, et la base de cette tige.

Dans la région florifère, on trouve un épiderme sur lequel apparaissent de nombreux poils, les uns tecteurs, les autres glandulaires ; l'écorce, avec quatre ou cinq assises de cellules, possède dans chaque angle des massifs de collenchyme bien développés formant des sortes d'excroissances extérieures. L'endoderme a des cellules arrondies. Le tissu conducteur est localisé dans les angles et le péricycle lignifié entre les faiseaux primaires n'a pas permis à l'assise génératrice de s'étendre. La moelle occupe le centre de la coupe.

La base de l'axe épicotylé, immédiatement au-dessus des cotylédons, est limitée extérieurement par un épiderme à poils moins nombreux que dans la coupe précédente. L'écorce a sept ou huit assises de cellules laissant entre elles de petits méats ; dans les angles on ne trouve que quelques cellules à membrane légèrement épaissie. L'endoderme est formé d'éléments un peu allongés tangentiellement et le péricycle n'a pas de cellules scléreuses. L'assise génératrice continue donne des tissus secondaires très abondants dans les angles, mais sur les côtés les formations libériennes sont beaucoup plus importantes que le tissu ligneux formé seulement de quatre assises de cellules et de vaisseaux de petit diamètre. La moelle est bien développée.

La coupe de la partie la plus âgée du stolon issu d'un bour-

geon placé à l'aisselle d'un cotylédon a la structure suivante : l'épiderme est à peu près dépourvu de poils, l'écorce est formée de huit assises de cellules avec méats et le collenchyme angulaire est à peine marqué. L'endoderme et le péricycle n'offrent rien de particulier. Une zone libérienne continue vient ensuite et montre trois assises de cellules sur les côtés ; le bois secondaire plus développé est composé de vaisseaux de grand diamètre dans les angles ; sur deux des côtés ce sont les cellules ligneuses qui dominent, mais on y trouve aussi quelques vaisseaux ; sur les deux autres côtés les vaisseaux manquent complètement et le bois y présente un plus petit développement. Au centre on trouve la moelle.

La région florifère et la base de la tige aérienne qui font suite à ce stolon ont une structure absolument semblable aux parties homologues de l'axe primitif.

Le stolon d'automne qui se développe le premier est celui qui apparaît près du nœud cotylédonaire. Une coupe transversale à l'origine nous montre un épiderme avec quelques poils capités rares. L'écorce a huit assises de cellules et le collenchyme est en petite quantité. L'endoderme et le péricycle ont toujours les mêmes caractères. L'assise génératrice continue donne à l'extérieur une couche de liber constituée de cinq assises et à l'intérieur du bois secondaire à gros éléments dans les angles et à petits vaisseaux sur les côtés. La moelle est au centre.

Les stolons qui proviennent des autres bourgeons plus éloignés de l'axe primitif possèdent une structure qui diffère un peu de la précédente : les poils épidermiques y sont un peu plus abondants ; le collenchyme y est plus nettement différencié ; les tissus conducteurs ont un développement moins accentué.

En résumé :

L'évolution de la plante en partant de la graine est tout à fait analogue à l'évolution annuelle de la plante adulte. La première période végétative donne un stolon qui passe par deux stades :

1° un stade horizontal ;

2° un stade dressé.

Le premier stade n'est que peu important.

Le stolon correspondant à la deuxième période végétative passe par des phases semblables, mais le premier stade a une importance beaucoup plus grande que dans le premier cas.

Par les ornements de l'épiderme, le développement du collenchyme, l'épaisseur de l'écorce, les formations libéro-ligneuses. la structure de la base de l'axe épicotylé se rapproche de celle du stolon.

Teucrium Chamædrys.

MORPHOLOGIE EXTERNE. — Les plantules de *Teucrium Chamædrys* ne sortent du sol qu'au printemps ou pendant l'été. L'axe hypocotylé soulève les cotylédons qui, après deux ou trois jours, prennent une coloration verte. Les feuilles cotylédonaires sont arrondies et un peu allongées.

Lorsque la germination s'effectue au printemps, le bourgeon terminal s'allonge rapidement, la tige qui en provient se couche généralement sur le sol, mais son extrémité est toujours redressée. Sur une dizaine de pieds, on en trouve en moyenne un ou deux qui porteront des fleurs à l'automne, les autres sont stériles. Pendant le mois d'août les bourgeons placés à la base de la tige évoluent en rameaux aériens qui rampent sur une longueur de 2 à 3 centimètres, puis se redressent à l'extrémité. Ils ne portent pas de fleurs et sont dépourvus de racines.

Les bourgeons cotylédonaires qui se développent les premiers donnent des rameaux plus longs que ceux provenant des bourgeons situés au-dessus. Un peu plus tard, lorsque la croissance en longueur de ces diverses tiges est terminée, on voit apparaître le premier rameau souterrain.

Si l'on observe l'un des rameaux rampants issus du nœud cotylédonaire, on voit les bourgeons les plus rapprochés de la tige primitive commencer à se développer; mais en général, un seul, situé à la face inférieure de la tige rampante, continue à s'allonger et pénètre dans le sol où il s'étend souvent sur une longueur de 15 à 20 centimètres; l'autre bourgeon produit seulement quelques petites feuilles et reste à cet état.

Ce stolon souterrain possède une évolution rapide; son diamètre, au début petit, va en grossissant. L'extrémité se redresse

à la fin de l'automne. Sur la partie horizontale les entre-nœuds sont allongés et les nœuds portent des écailles bien développées et persistantes ; sur la partie redressée les écailles sont beaucoup plus allongées et plus charnues (fig. 5, Pl. XII).

Des racines adventives se montrent sur toute la partie souterraine ; elles sont peu développées près de l'origine mais se rencontrent en grand nombre dans la région moyenne du stolon ; elles apparaissent d'abord aux nœuds, puis, çà et là, sur les entre-nœuds.

Pendant tout ce développement, la racine principale persiste et forme un pivot ligneux de 20 à 25 centimètres de longueur.

Il arrive quelquefois que le nœud qui porte les cotylédons devient souterrain ; dans ce cas, les rameaux qui naissent des bourgeons placés à cet endroit s'allongent, au début, dans le sol, sur un petit parcours, pour donner ensuite des tiges aériennes stériles. Le stolon qui naît près de leur origine présente alors une évolution complètement souterraine.

Pendant l'hiver, la tige dressée principale meurt si elle a donné des fleurs : mais, si elle a été stérile, le bourgeon terminal seul se dessèche ainsi d'ailleurs que les bourgeons terminaux de tous les axes rampants aériens.

La base de la tige principale qui a donné naissance à de nombreux rameaux s'accroît en épaisseur et il se forme une sorte de chicot sur lequel peuvent apparaître des bourgeons pendant plusieurs années.

Anatomie. — La région terminale florifère de l'axe primitif présente la même structure que la hampe florifère de la tige adulte. Ses principaux caractères : abondance de poils, présence de collenchyme dans les angles et discontinuité de l'assise génératrice se retrouvent dans la région terminale de la tige primitive lorsqu'elle est stérile ; cependant, dans ce dernier cas, l'assise génératrice s'étend latéralement et les côtés de la coupe ne sont dépourvus de tissus secondaires que sur de petits espaces.

La base aérienne de l'axe primitif montre un épiderme avec poils moins nombreux que dans la coupe précédente ; l'écorce a sept assises de cellules aplaties laissant entre elles des méats ; le collenchyme n'est que peu développé. L'endoderme montre

des cellules allongées tangentiellement et le péricycle possède des îlots fibreux dans les angles. Le liber et le bois secondaires sont abondants. et dans le bois on rencontre des vaisseaux de grand diamètre disséminés dans toute la masse. La moelle est très réduite au centre.

La tige aérienne rampante offre, près de son origine, une structure à peu près semblable à la précédente : les cellules corticales y sont aplaties et les méats qu'elles laissent entre elles sont moins nombreux et plus petits; le collenchyme est aussi en petite quantité, les cellules endodermiques sont un peu arrondies et le péricycle ne possède que peu de fibres. Les tissus secondaires et la moelle ont le même développement que ci-dessus.

Enfin, dans le stolon qui correspond à la dernière période végétative on trouve une structure absolument semblable à celle de la tige rampante près de son origine.

Cette étude peut se résumer ainsi :

Le cycle évolutif de la plantule du *Teucrium Chamædrys* montre, pendant la première année, deux périodes végétatives : l'une, caractérisée par le développement de la tige aérienne dressée, florifère ou stérile, et la croissance des bourgeons basilaires qui donnent des rameaux rampants ; la deuxième, pendant laquelle se forment les stolons souterrains.

La structure de la base aérienne de l'axe épicotylé, celle du rameau aérien rampant et celle du stolon souterrain offrent un grand nombre de caractères communs : épiderme ne portant que quelques poils, collenchyme angulaire très réduit et grand développement des tissus conducteurs.

Teucrium Scorodonia.

Morphologie externe. — Parmi les graines semées à la fin de l'été quelques-unes commencent à se développer quelques jours plus tard, mais la plupart ne germent qu'aux mois de mars et d'avril. La plantule a les cotylédons hors de terre. Ces derniers possèdent un court pétiole et un limbe cordiforme. Pendant le développement de l'axe hypocotylé la racine s'allonge et atteint de 2 à 3 centimètres. Les feuilles cotylé-

donaires, qui prennent rapidement une coloration verte, ne persistent pas longtemps. Le bourgeon terminal se développe lentement et, à la fin du mois de juin, la tige ne s'est allongée que de quelques centimètres, elle possède des nœuds très rapprochés les uns des autres avec des feuilles larges.

Pendant le mois de juillet et le mois d'août, la croissance est plus active, l'axe principal s'allonge et atteint 8 à 10 centimètres. les nœuds sont plus espacés qu'à la base, mais à ce moment, la tige se courbe et se couche sur le sol. Le bourgeon terminal est toujours dressé et porte un bouquet de feuilles. A partir de ce moment la croissance en longueur diminue et souvent même s'arrête. La racine principale persiste, et donne un axe vertical lignifié (fig. 6, Pl. XII).

Pendant la croissance de la tige, les bourgeons qu'elle porte entrent en voie de développement. Ceux qui sont placés à l'aisselle des cotylédons s'allongent horizontalement sur une longueur de 1 à 2 centimètres; ils portent à l'extrémité un bouquet de feuilles protectrices. Les bourgeons placés un peu plus haut sur l'axe épicotylé peuvent aussi se développer. mais les tiges qui en proviennent ne rampent pas, elles sont généralement dressées et se terminent aussi par un bouquet de feuilles.

La tige principale et les rameaux qu'elle porte sont stériles pendant cette première année.

Lorsqu'arrive l'hiver, la tige principale meurt sur une assez grande longueur, jusqu'aux nœuds porteurs de rameaux. Pendant la saison froide, les bourgeons terminaux resteront à l'état dormant, ils ne recommenceront à évoluer qu'au printemps suivant.

Si on examine la plante avant le début de la seconde période végétative, on constate que la base de la tige s'est renflée et forme un véritable chicot dû au développement des bourgeons, les nœuds étant très rapprochés les uns des autres dans cette région. D'autre part, la racine s'est accrue et forme un pivot très long, atteignant quelquefois 30 centimètres, et dont la partie supérieure a un diamètre de 3 centimètres environ.

Au printemps de l'année suivante, les bourgeons terminaux des rameaux évoluent en tiges dressées qui portent des fleurs

au mois d'août. C'est sur la partie rampante de ces rameaux que se développent les stolons (fig. 1, Pl. XIII). Tout près du chicot les bourgeons axillaires s'allongent et s'enfoncent immédiatement dans le sol. Ces axes hypogés se développent rapidement, et peuvent atteindre horizontalement une longueur de 50 à 60 centimètres. Leurs entre-nœuds sont longs et leur extrémité se redresse à la fin de l'automne, où elle apparaît hors du sol portant un bourgeon terminal muni de feuilles vertes bien développées. Ces stolons souterrains sont ramifiés et chaque ramification évolue comme l'axe principal, sauf quelques-unes dont le bourgeon terminal reste souterrain pendant l'hiver. Près de son origine le stolon a un petit diamètre et des entre-nœuds courts, plus loin le diamètre augmente et les nœuds s'espacent. Les nœuds souterrains portent des feuilles écailleuses et peu développées et sur chacune des faces dépourvues d'écailles une ou deux racines adventives; ces racines commencent à se montrer à une distance de 6 à 8 centimètres de l'extrémité du stolon. Sur les régions plus âgées de nouvelles racines apparaissent sur les entre-nœuds, elles sont au nombre de deux, et se développent sur chacune des faces qui portent des écailles au nœud précédent.

Durant cette deuxième année de végétation le pied primitif continue à vivre, le chicot de la partie inférieure grossit et des bourgeons adventifs se développent en tiges dressées stériles ; la racine est toujours très grosse.

Je n'ai pu savoir combien de temps pouvait vivre un pied venant de germination. J'en ai observé un pendant quatre années consécutives, et le chicot a donné, dès la troisième année, des tiges dressés florifères.

Quelques-uns des stolons issus de cette région se séparent du pied mère, mais d'autres y restent soudés, de sorte que, par suite de formations nouvelles, on trouve chaque année des axes souterrains longs de deux mètres et partant du pied primitif.

Lorsque la graine germe à la fin de l'été, la plantule possède un axe épicotylé court non ramifié, qui persiste pendant l'hiver et qui se développe au printemps suivant en tige dressée florifère à la base de laquelle apparaissent des stolons souterrains.

Anatomie. — L'extrémité de la tige dressée de la première

année possède un épiderme avec poils nombreux de deux sortes, les uns allongés, disposés principalement sur les angles, et les autres glandulaires, situés sur les côtés ; l'écorce présente cinq assises de cellules arrondies et laissant entre elles de petits méats; les angles de la coupe sont occupés par des massifs collenchymateux bien développés. L'endoderme est formé de grosses cellules et le péricycle ne montre aucun élément sclérifié. Les formations secondaires sont placées dans les angles; l'assise génératrice qui est apparue entre le bois et le liber s'est étendue latéralement, mais les bords ne se sont pas rejoints: la zone périmédullaire est légèrement lignifiée. Au centre on trouve la moelle bien développée.

Un coupe pratiquée dans la base de cette tige, immédiatement au-dessus du noeud porteur des cotylédons, offre un épiderme avec poils moins nombreux que précédemment et formé de cellules renfermant une substance noirâtre. Le collenchyme est à peine visible. L'endoderme est formé de cellules allongées tangentiellement et le péricycle présente de distance en distance des îlots de fibres scléreuses. Les cellules péricycliques à membrane mince commencent à se diviser longitudinalement et à se différencier en assise génératrice subéro-phellodermique. L'assise génératrice libéro-ligneuse a donné à l'extérieur un anneau complet de liber secondaire qui comprend de douze à quinze assises de cellules; le bois secondaire que l'on trouve à l'intérieur a pris une grande extension, il offre les mêmes caractères sur toute son étendue; les vaisseaux de grand diamètre sont cependant un peu plus nombreux dans les angles que sur les côtés. La moelle, peu développée, occupe le centre.

Les rameaux rampants qui ont pris naissance à l'aisselle des feuilles cotylédonaires, sont très minces près de l'origine; ils ont un épiderme porteur de poils longs et assez nombreux. L'écorce a six assises de cellules allongées tangentiellement et le péricycle possède des îlots sclérifiés principalement en face des faisceaux primaires. Les formations secondaires sont peu développées : on trouve trois ou quatre assises de bois formé uniquement de cellules ligneuses sur les côtés et présentant quelques vaisseaux dans les angles. La moelle est au centre.

A la fin de la deuxième année la base de la tige aérienne a augmenté considérablement de diamètre. Une coupe dans cette région montre une zone subéreuse externe au-dessous de laquelle un phelloderme de faible épaisseur la sépare du liber secondaire formé de douze à quinze assises et présentant sur sa face externe quelques îlots fibreux. Le bois secondaire a pris un grand développement, il est possible d'y distinguer deux zones de grands vaisseaux séparées par une région constituée uniquement par des cellules ligneuses et des vaisseaux de petit diamètre, les deux zones correspondent aux formations des deux années consécutives. La moelle est en petite quantité (fig. 7, Pl. XIV).

Le stolon souterrain qui s'est développé sur cette région possède, près de son origine, la structure suivante : l'épiderme est presque complètement disparu ainsi qu'une grande partie de l'écorce. Une assise génératrice s'est formée dans le péricycle et a donné par endroits quelques assises de liège. Des îlots de fibres scléreuses existent en contact avec le liber qui présente cinq ou six assises de cellules; le bois est très épais, les vaisseaux sont en moins grande quantité sur les côtés que dans les angles. La moelle occupe le centre.

En résumé :

Pendant la première année la tige de la plantule a une végétation complètement aérienne, avec des rameaux rampants. Ce n'est que pendant la deuxième année que desb ourgeons placés près de l'origine des axes rampants évoluent en stolons souterrains.

Le développement complet d'un stolon passe par deux stades :

1° un stade horizontal avec pénétration dans le sol;

2° un stade dressé avec différenciation aérienne du bourgeon terminal.

La tige rampante issue des bourgeons cotylédonaires, la base de la tige aérienne et le stolon souterrain ont une structure à peu près semblable.

CHAPITRE III

ACTION DE LA LUMIÈRE, DE L'OBSCURITÉ ET DU SOL SUR LES DIVERS STOLONS DES LABIÉES

I. — HISTORIQUE

La plupart des auteurs qui se sont occupés des tiges rampantes ou des stolons souterrains ont été conduits à rechercher, au moyen d'expériences, l'action des divers milieux sur l'évolution des rameaux.

Influence de la lumière sur la morphologie. — Stapf (1) a montré par des expériences sur la Pomme de terre que la croissance la plus active se manifeste quand la plante est placée à l'obscurité et lorsque la transpiration est le plus faible.

Rauwenhoff (2) a étudié l'action de l'obscurité sur l'anatomie de la tige dressée et sur le développement floral.

Sachs (3) a signalé une croissance plus active de la tige et une réduction des feuilles sur les rameaux qui poussent à l'obscurité. D'après Kraus (4), cette accélération dans le développement serait due surtout à l'accroissement de la moelle.

Pick (5) a montré que si le tissu palissadique est bien développé dans les feuilles exposées au soleil, il disparaît presque complètement chez celles qui évoluent à l'ombre, où il est remplacé par un abondant tissu lacuneux.

Cette étude à été poussée plus loin par Dufour (6) tant au point de vue biologique qu'au point de vue anatomique.

Kerner von Marilaun (7) a prouvé que l'obscurité favorise le

(1) Stapf, *Verhandl k. k. zool. bot. Gesellschaft in Wien*, 1878.

(2) Rauwenhoff, *Sur les causes des formes anormales des plantes qui croissent dans l'obscurité* (Ann. des sc. nat., 6e série, t. V).

(3) Sachs, *Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg*, Bd II, heft II, 1879.

(4) Kraus, *Ueber die Ursachen der Formänderung etiolander Pflanzen* (Pringsheim's Jahrbücher fur Wiss. Bot., t. VII).

(5) Pick, *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilations gewebes* (Bot. Centralblatt., Bd XI, n° 37-38, 1882).

(6) Dufour, *Influence de la lumière sur la forme et la structure des végétaux* (Ann. des sc. nat., 7e série, t. V, 1887).

(7) Kerner von Marilaun, *loc. cit.*

développement végétatif, tandis que la lumière provoque une plus grande abondance de fleurs et de fruits.

Vöchting (1) expérimentant sur le *Mimulus Tilingi* et l'exposant à des intensités lumineuses différentes a observé qu'un certain nombre de rameaux végétatifs dressés devenaient rampants lorsque la lumière était très atténuée. Des modifications analogues ont été obtenues par Maige (2) qui a montré par des expériences nombreuses sur des plantes très diverses que la lumière diffuse favorisait l'adaptation à la vie rampante.

Curtel (3), en étudiant l'action de la lumière diffuse sur la tige aérienne dressée, montra que beaucoup de rameaux évoluant dans ces conditions se courbent et rampent sur le sol.

Influence du sol sur la morphologie. — Costantin (4) et Thomas (5) ont étudié l'action comparée des milieux aérien et souterrain sur la forme et la structure de la tige et de la feuille.

Influence de la lumière sur le géotropisme. — Franck (6), en plaçant à la lumière diffuse les axes rampants de *Lysimachia nummularia* et de *Fragaria lucida*, vit les premiers se redresser, et les seconds rester horizontaux. Il en conclut que la cause de la reptation est l'héliotropisme négatif pour la première espèce et le géotropisme transversal pour la deuxième.

Pour de Vries (7) et Wiesner (8) l'horizontalité des rameaux est due à l'héliotropisme négatif.

Des expériences d'Elfving (9) ont montré que la reptation des stolons aériens et l'allongement horizontal des rhizomes sont dus au géotropisme.

(1) Vöchting, *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen* (Jahrb. für wiss. Bot., Bd XXV, 1893).

(2) Maige, *Recherches biologiques sur les plantes rampantes* (Thèse de Paris, 1900).

(3) Curtel, *Recherches physiologiques sur la fleur* (Thèse de Paris, 1899).

(4) Costantin, *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dycotylédones* (Ann. Sc. nat. Bot., 1883).

(5) Thomas, *Anatomie comparée et expérimentale des feuilles souterraines* (Thèse de Paris, 1900).

(6) Franck, *Die natürliche wagerechte Richtung der Pflanzentheile* (1870).

(7) De Vries, *Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymetrischer Pflanzentheile* (Arbeiten des Bot. Inst. in Würsburg, Bd I, heft II, 1872).

(8) Wiener, *Die heliotropischen Erscheinungen in Pflanzenreiche* (1878).

(9) Elfving, *Ueber einige horizontal Wachsende Rhizome* (Arbeiten des Bot. Inst., in Würzburg, Bd II, heft III, 1880).

Stahl (1), en plaçant à la lumière des stolons souterrains, a observé chez ces derniers un géotropisme positif provoquant la pénétration du bourgeon terminal dans le sol.

Maige (2) a montré que l'obscurité agit sur le géotropisme des stolons rampants. Chez quelques rameaux horizontaux placés en milieu obscur, le géotropisme transversal est remplacé par un géotropisme négatif et l'extrémité du rameau se redresse; chez d'autres, l'action du nouveau milieu est à peu près nulle. Ces différences sont en relation avec le degré d'adaptation à la vie rampante : les tiges dont le géotropisme est modifié sont en effet peu adaptées à la reptation tandis que chez les autres l'adaptation est beaucoup plus complète.

En exposant à la lumière directe des axes horizontaux de *Stachys silvatica* développés à l'ombre, Maige a observé que ces rameaux se redressaient de la même façon que s'ils étaient placés à l'obscurité, par suite d'une variation du géotropisme. Reportés à la lumière diffuse, ces rameaux reprenaient de nouveau la position horizontale.

Dans ses conclusions, Maige rapproche les plantes rampantes des plantes à stolons souterrains et admet que ces deux groupes ont pour origine le grand développement pris par la partie végétative aux dépens de la partie reproductrice sous l'action de la lumière diffuse.

Briquet (3), ayant déterré des stolons de *Mentha arvensis*, les vit évoluer en tiges dressées négativement géotropiques. Les expériences de Stahl (4) rapprochées de celles-ci montrent que la lumière modifie diversement le géotropisme suivant les rameaux sur lesquels elle manifeste son action.

Influence du sol sur le géotropisme. — Czapeck (5), dans un travail où il étudie l'allongement horizontal des racines et des rhizomes, formule une première hypothèse : il admet que

(1) Stahl, *Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane* (Berichte der deutsche bot. Gesellsch., 1884).

(2) Maige, *loc. cit.*

(3) Briquet, *Modifications produites par la lumière dans le géotropisme des stolons des Menthes* (Bull. du Lab. de Bot. gén. Univ. de Genève, vol. I, t. I).

(4) Stahl, *Einfluss des Lichtes*, etc., *loc. cit.*

(5) Czapeck, *Ueber die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger plagiotroper Pflanzentheile* (Aus den Sitz. der kaiserl. Akad. der Wissenschaften in Wien, 1895).

les axes horizontaux aériens possèdent un géotropisme transversal. Ce dernier est accompagné d'un géotropisme négatif chez les rameaux aériens, positif dans les axes souterrains, mais qui ne se manifeste pas quand la plante évolue dans les conditions habituelles.

Un peu plus tard, il observa (1) que les rameaux rampants d'un certain nombre de plantes se redressaient lorsqu'on les plaçait à l'obscurité; dans d'autres expériences sur *Potentilla reptans* et *Glechoma hederacea* les axes horizontaux se montrèrent insensibles à l'action de l'obscurité. Le résultat de ces expériences lui fit ainsi compléter sa première conclusion : le géotropisme latent qu'il avait signalé était mis en évidence lorsqu'on exposait à la lumière ou à l'obscurité différentes espèces de tiges horizontales.

II. — EXPÉRIENCES

Dans les diverses expériences que j'ai faites sur les Labiées à stolons souterrains, je me suis proposé de rechercher l'action que pouvaient avoir la lumière et le sol sur les diverses parties de la plante : tige dressée, stolons aériens et stolons souterrains.

Ces expériences peuvent être groupées de la façon suivante:

1° Action du sol sur les bourgeons de la tige dressée florifère.

2° Action de l'obscurité sur les bourgeons de la tige dressée florifère.

3° Action du sol sur les stolons aériens.

4° Action de l'obscurité sur les stolons aériens.

5° Action de la lumière sur les stolons souterrains.

6° Action de l'obscurité sur les stolons souterrains.

Pour chaque groupe j'ai expérimenté sur plusieurs espèces et à diverses époques.

Action du sol sur les bourgeons de la tige dressée florifère. — Si l'on enterre la tige aérienne florifère de *Lycopus europæus*, après avoir enlevé les bourgeons souterrains qui étaient destinés à évoluer en stolons, les bourgeons de cette

(1) Czapeck, *Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischer Reitzbewegungen* (Jahrbücher fur Wissenschaft. Bot., 1898).

tige, qui auraient donné des axes secondaires florifères ou seraient restés à l'état dormant, peuvent se développer en stolons souterrains. Ces derniers ont d'abord une direction oblique de bas en haut, ils s'accroissent rapidement et peuvent atteindre la surface du sol. Les premiers stolons qui apparaissent proviennent des bourgeons situés près de la base de la tige; arrivés au niveau du sol, ils émergent, puis se recourbent et pénètrent de nouveau dans le sol comme ceux que nous avons déjà signalés en étudiant la biologie de cette plante. Les bourgeons souterrains les plus rapprochés de la surface évoluent, les uns en tiges aériennes, les autres en stolons aériens ne pénétrant dans le sol que par leur extrémité.

Si l'expérience est faite après la floraison, les bourgeons que l'on trouve sur la tige sont des bourgeons dormants ; ceux-ci peuvent se développer en stolons souterrains, mais ces stolons restent courts et se renflent rapidement à l'extrémité, quelquefois même cette différenciation apparaît de suite.

Si l'on enterre dans le sol l'extrémité d'un rameau aérien, le bourgeon terminal ne se développe pas en général ; cependant, lorsque cette opération est faite au début de l'évolution du rameau, le bourgeon terminal conserve son géotropisme négatif, s'allonge en stolon souterrain et, arrivé au niveau du sol, donne un rameau dressé stérile.

Chez le *Stachys silvatica*, j'ai répété les mêmes expériences. Au mois de juin un pied a été enterré profondément en ne laissant au dehors que l'extrémité florifère de l'axe principal ; j'ai constaté que les bourgeons, qui auraient donné normalement des axes secondaires avec fleurs, se sont développés rapidement en stolons souterrains à géotropisme oblique négatif; aussitôt arrivés au niveau du sol, ils ont évolué en tiges dressées couvertes de feuilles vertes; puis, lorsque ces rameaux ont atteint une hauteur de 5 à 6 centimètres au-dessus du niveau du sol, leur extrémité s'est recourbée et ils ont ensuite évolué en stolons aériens. A la base de la tige dressée d'autres bourgeons se sont aussi développés, d'abord suivant une direction verticale, puis, arrivés au niveau du sol, ils se sont courbés brusquement pour s'allonger horizontalement et ne sortir du sol que sur de très courts espaces. Les feuilles portées par ces stolons

sont écailleuses dans les parties souterraines, et vertes mais peu développées sur les régions aériennes; les racines adventives sont abondantes et fixent solidement le stolon au sol. Le bourgeon terminal de ces deux espèces de stolons est redressé à la fin de l'automne et protégé par des feuilles vertes assez bien développées (fig. 3, Pl. XIII).

Si l'expérience est faite au mois d'août ou de septembre, seuls les bourgeons de la base de la tige se développent et évoluent en stolons complètement souterrains, courts, qui très souvent n'arrivent pas au niveau du sol, restent à cet état pendant tout l'hiver et achèvent leur évolution au printemps suivant.

L'extrémité d'un rameau aérien mis dans le sol ne se développe pas.

Chez le *Lamium album* une tige dressée enterrée jusqu'à la région florifère ne développe aucun de ses bourgeons, mais si l'on enterre complètement un rameau aérien au moment où il sort de terre, il continue à s'allonger en tige souterraine verticale à croissance rapide qui ne tarde pas à sortir de nouveau du sol pour donner une tige aérienne stérile. Si l'on veut empêcher le rameau de sortir du sol, son allongement peut atteindre 30 à 40 centimètres et en définitive le bourgeon souterrain meurt.

Le *Teucrium Chamædrys* donne des résultats à peu près semblables. Au printemps, la tige dressée florifère étant enfouie dans le sol jusqu'aux premières fleurs, on voit quelques-uns des bourgeons qu'elle porte se développer en stolons souterrains qui se redressent à l'automne pour donner une tige stérile appelée à disparaître pendant l'hiver. Si l'on enterre complètement cette tige végétative d'automne avant qu'elle ait fini de se développer, le bourgeon terminal conserve son géotropisme négatif et s'allonge verticalement jusqu'à ce qu'il ait atteint la surface du sol; si l'hiver arrive avant ce moment, le bourgeon terminal ralentit sa croissance et au printemps suivant s'allonge horizontalement sur une assez grande étendue pour se redresser ensuite en tige aérienne florifère. Nous avons de ce fait empêché une période végétative aérienne de se manifester, mais sa place est indiquée sur le stolon sou-

terrain par une courbure et aussi par une série de nœuds très rapprochés correspondant à la période de végétation ralentie d'hiver (fig. 20).

Avec le *Teucrium Scorodonia* j'ai obtenu les résultats suivants : J'ai enterré un pied dont la partie souterraine présentait une région âgée de deux ans, puis une région d'un an qui se redressait en tige dressée florifère. Sur toute la partie souterraine d'un an j'ai supprimé les bourgeons axillaires ; au bout de peu de temps quelques bourgeons se sont développés sur le

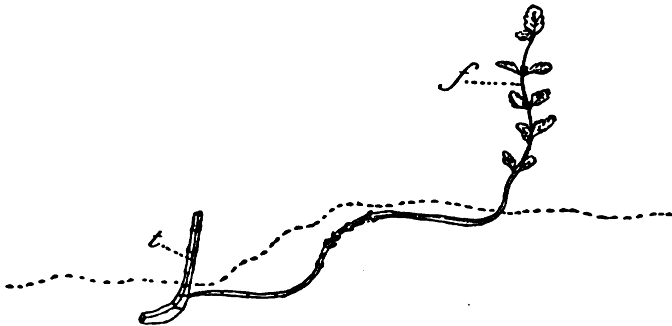


Fig. 20. — *Teucrium Chamædrys*. — Évolution d'un stolon dont le bourgeon terminal est resté souterrain pendant une période végétative — *t*, tige aérienne principale — *f*, région florifère.

vieux stolon, mais sans beaucoup de vigueur ; plus tard, de nouvelles pousses sont apparues tout à fait à la base de la tige aérienne, se sont allongées obliquement et ont donné des axes aériens stériles.

Au printemps, si l'on recouvre complètement une jeune tige, le bourgeon terminal ne continue pas à se développer et toute la partie qui était aérienne meurt.

Les mêmes expériences répétées avec le *Mentha rotundifolia* ne donnent en général aucun résultat. Cependant, si l'on opère avant que l'axe florifère soit bien développé, on peut obtenir à la base de la tige la formation de stolons qui atteindront leur complet développement.

Action de l'obscurité sur les bourgeons de la tige aérienne. — Un certain nombre d'expériences ont été faites par Maige (1) sur le *Stachys silvatica* et le *Glechoma hederacea*

(1) A. Maige, *loc. cit.*

parmi les Labiées. Maige a montré que l'obscurité agissait avec plus d'intensité sur les rameaux peu adaptés que sur ceux chez lesquels l'adaptation était plus grande.

J'ai répété ces expériences sur quelques autres plantes.

Chez le *Lamium album*, en plaçant à l'obscurité l'extrémité d'une jeune tige aérienne, le bourgeon terminal s'est développé beaucoup plus rapidement qu'à la lumière, il a conservé sa direction verticale sur une longueur de quelques centimètres, puis la tige s'est courbée vers le sol à la surface duquel elle a rampé. Les feuilles portées par le rameau qui avait évolué à l'obscurité n'étaient que peu développées ; cette tige est restée stérile alors que tous les axes voisins placés à la lumière portaient des fleurs ; lorsqu'elle a atteint 25 à 30 centimètres, elle s'est desséchée sans présenter de racines adventives (fig. 21).

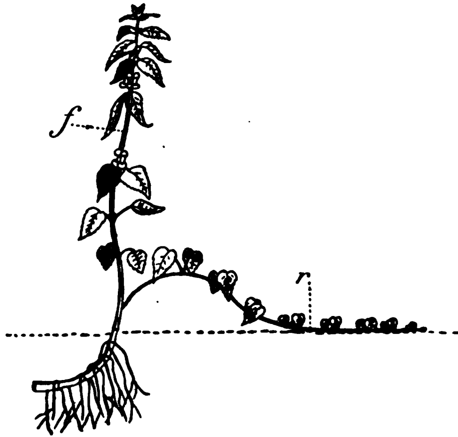


Fig. 21. — *Lamium album*. — Le rameau aérien *r* placé à l'obscurité est devenu rampant — *f*, région florifère.

Dans le *Mentha rotundifolia* une jeune tige aérienne placée à l'obscurité continue à croître verticalement avec un peu plus de rapidité qu'à la lumière, puis l'extrémité se flétrit. La partie basilaire de cette tige qui était restée exposée à la lumière a donné des rameaux secondaires qui tous ont été florifères, tandis que l'axe principal, évoluant à l'obscurité, est resté stérile.

Chez le *Teucrium Chamædrys* l'extrémité d'une tige aérienne placée à l'obscurité présente au bout de quelques jours une coloration beaucoup moins verte ; le bourgeon terminal pousse rapidement, les nouveaux entre-nœuds sont allongés, de diamètre plus réduit que ceux qui se sont développés à la lumière, la rigidité de la tige est moins grande et, lorsqu'elle atteint 8 à 10 centimètres, elle se courbe et son extrémité se flétrit. Dans

quelques cas la courbure permet à l'axe de venir en contact avec le sol comme s'il rampait, mais ceci est assez rare. Dans aucun cas on ne trouve des fleurs.

Pour étudier l'action de l'obscurité sur les bourgeons axillaires de l'axe principal complètement développé, j'ai placé à l'obscurité des bases aériennes de tiges florifères.

Dans le *Lycopus europæus* les bourgeons dormants qui se trouvent dans cette région ont commencé à croître, ils ont grossi, sont devenus blanchâtres, se sont allongés de quelques millimètres et leur évolution s'est arrêtée là.

Chez le *Stachys silvatica*, l'expérience ne donne aucun résultat. Il en est de même lorsqu'on expérimente sur la tige du *Lamium album*, des *Mentha*, du *Teucrium Scorodonia* et du *Teucrium Chamædrys*.

Nous pouvons résumer ainsi l'action de l'obscurité sur les tiges dressées :

1° Sur les rameaux en voie de développement l'obscurité modifie leur évolution en les rendant stériles ; chez quelques espèces ces axes stériles se couchent en rampant, tandis que dans d'autres espèces ils disparaissent.

2° Les bourgeons dormants de la tige dressée aérienne subissent un commencement d'évolution mais n'arrivent jamais à un complet développement.

Action du sol sur les stolons aériens. — L'adaptation plus ou moins grande à la reptation chez les divers rameaux entre en ligne de compte lorsqu'on veut examiner quelle action exerce sur eux le milieu souterrain.

Dans le *Lycopus europæus* tous les stolons aériens que nous avons observés étaient nettement adaptés à la vie rampante et avaient une tendance à devenir souterrains à la fin de leur évolution. Si nous enterrons un de ces stolons, son acroissement en longueur diminue, les entre-nœuds sont plus courts mais de diamètre plus grand, la coloration verte disparaît et le nouveau rameau devient blanchâtre. Aux nœuds, les racines adventives se développent plus rapidement et les feuilles écailleuses sont semblables à celles que l'on trouve sur le stolon évoluant normalement dans le sol ; l'adaptation au nouveau milieu s'effectue donc sans aucune difficulté.

Dans le *Stachys silvatica* nous avons toutes les transitions entre les axes dressés et les axes souterrains. Certains rameaux mal adaptés à la vie rampante sont florifères, l'action du sol se manifeste de la façon suivante sur leur évolution : l'une de ces tiges, enterrée, s'allonge horizontalement de quelques centimètres, puis l'extrémité se redresse, sort de terre et rampe sur le sol sans jamais donner de fleur (fig. 22). Le milieu souterrain a donc agi sur lui comme il le fait sur la tige dressée, en

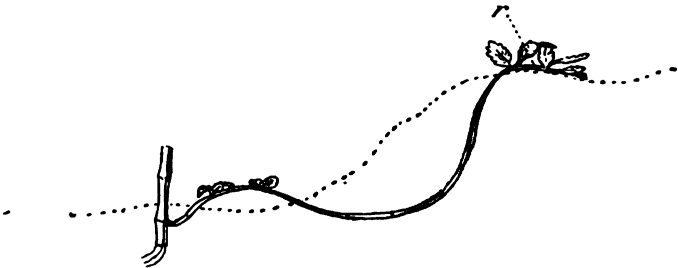


Fig. 22. — *Stachys silvatica.* — Évolution d'un stolon aérien dont le bourgeon terminal a été enfoui dans le sol. L'extrémité se redresse, puis devient rampante *r*.

l'adaptant d'une façon plus parfaite à la reptation et en le rendant stérile.

Si l'expérience est répétée sur les stolons mieux adaptés à la reptation et ayant leur origine dans la région souterraine de l'axe principal, on observe que l'allongement horizontal souterrain s'effectue sur une assez grande longueur, mais le bourgeon terminal se rapproche très lentement de la surface du sol et finit par sortir. A partir de ce moment le stolon continue à évoluer normalement. J'ai tenté d'empêcher le bourgeon terminal d'arriver au niveau du sol, en le recouvrant de terre à mesure qu'il s'accroissait, mais, en même temps qu'il s'allongeait, son géotropisme négatif s'accentuait de plus en plus et la rapidité de croissance augmentait. J'ai obtenu de la sorte des axes souterrains presque verticaux atteignant 25 à 30 centimètres de longueur. En sortant de terre, ils continuent à ramper sur le sol comme au début de leur évolution.

Chez le *Mentha rotundifolia* les rameaux rampants dont l'extrémité est florifère à l'automne, peuvent être considérés comme les moins adaptés à la vie rampante ; le milieu souterrain agit

sur eux comme sur les tiges dressées, il les rend stériles en même temps qu'il les suradapte à ce genre de vie. Les autres stolons ayant une évolution alternativement aérienne et souterraine, s'adaptent facilement à la vie souterraine.

Dans le *Mentha piperita* nous trouvons des axes qui, bien que prenant naissance à une assez grande hauteur sur la tige dressée florifère, sont nettement adaptés à la vie rampante aérienne. Si on enterre l'extrémité de l'un de ces stolons, son accroissement dans le sol diminue d'intensité, mais il continue à s'allonger horizontalement sur une longueur de 10 à 15 centimètres, puis sort à la surface du sol où il recommence à ramper.

L'action du sol sur les stolons aériens peut se résumer ainsi. Lorsque les rameaux rampants sont mal adaptés, le milieu souterrain agit sur eux comme sur des rameaux dressés aériens: si, au contraire, leur adaptation est plus complète, le nouveau milieu ne fait qu'atténuer légèrement la rapidité de croissance sans modifier le géotropisme.

Action de l'obscurité sur les stolons aériens. — De nombreuses expériences ont été faites pour montrer l'action de l'obscurité sur les stolons rampants.

Maige, en expérimentant sur les *Mentha sativa*, *Stachys silvatica*, *Glechoma hederacea*, a montré que l'obscurité, agissant sur des rameaux plus ou moins adaptés à la vie rampante, modifie diversement leur géotropisme. L'obscurité semble favoriser le redressement des rameaux chez lesquels l'adaptation est la moins grande.

J'ai expérimenté sur les *Lycopus europæus*, *Mentha rotundifolia* et *Mentha piperita*.

Si l'on place un rameau rampant de *Lycopus europæus* à l'obscurité, on observe d'abord une croissance plus active qu'à la lumière; le stolon prend une coloration blanche; les nœuds portent des feuilles écailleuses mais dans lesquelles il est facile de distinguer un pétiole allongé et un limbe denté; de chaque côté de la feuille se développent des racines adventives. Le diamètre du stolon est plus petit que dans la région éclairée. La croissance s'effectue horizontalement et, à l'approche de l'automne, le bourgeon terminal montre nettement un géotropisme positif en s'enfonçant dans le sol. Si on fait débuter

l'expérience au moment où cette pénétration dans le sol va s'effectuer, l'obscurité né modifie en rien le sens de l'allongement du rameau.

Dans le *Mentha rotundifolia* on trouve des stolons aériens rampants sur une partie de leur longueur ; pendant leur croissance dans le milieu aérien on peut les exposer à l'obscurité. Leur géotropisme est légèrement modifié pendant ce séjour, le bourgeon terminal s'accroît plus vite et, après s'être redressé pendant quelque temps, il reprend sa direction horizontale, il ne s'enfonce que beaucoup plus tard dans le sol. L'obscurité, après avoir modifié au début sa croissance horizontale, retarde l'apparition du géotropisme positif sans le faire disparaître.

Chez le *Mentha piperita* les stolons aériens qui naissent à la base de la tige aérienne sont peu sensibles à l'action de l'obscurité qui, comme précédemment, ne fait que modifier momentanément le sens de l'allongement ; mais si nous expérimentons sur des stolons qui se développent dans la partie moyenne et supérieure de la tige dressée, avant que leur extrémité ne touche le sol, on voit que le géotropisme est nettement impressionné et que le bourgeon terminal se développe en tige verticale de bas en haut et n'arrive pas à entrer en contact avec le sol. Si le rameau a déjà commencé à ramper, l'extrémité se redresse, devient oblique et retourne bientôt à l'horizontalité, direction suivant laquelle elle continue à évoluer (fig. 2. Pl. XIII).

En examinant les expériences faites sur les stolons de *Lycopus europæus* et de *Mentha rotundifolia* on pourrait admettre que l'obscurité n'a qu'une action nulle ou faible sur le géotropisme, mais si l'on considère les résultats obtenus avec les stolons de *Mentha piperita*, on pourrait conclure le contraire.

Il faut remarquer que les stolons aériens considérés dans les deux premiers cas sont nettement adaptés à la vie rampante, tandis que dans *Mentha piperita* cette adaptation n'est que faiblement indiquée. Ces résultats ne font que confirmer les conclusions de Maige, à savoir que l'obscurité a une action de plus en plus faible à mesure que l'adaptation devient plus grande ; ils montrent en même temps le peu d'action de l'obscurité sur les rameaux souterrains chez lesquels l'adaptation est encore plus forte.

Action de la lumière sur les stolons souterrains. — Les stolons des Labiées étudiées, offrant des régions très différentes les unes des autres, il a été nécessaire de faire pour chacune des espèces de nombreuses expériences et à des époques variées.

Si l'on déterre au mois d'août un stolon de *Lycopus europæus*, dont l'accroissement n'est pas terminé, on voit qu'au bout de deux ou trois jours le bourgeon terminal se flétrit et se dessèche bientôt complètement; pendant ce temps la partie restante prend peu à peu une coloration pourpre, les racines adventives bien développées à chaque nœud se flétrissent. Chacune des ramifications de cet axe souterrain subit le même sort. La croissance en longueur se terminant brusquement à la suite de la disparition du bourgeon terminal, les bourgeons axillaires, qui seraient restés à l'état dormant ou qui se seraient développés plus tard, commencent à évoluer pour donner des axes secondaires doués d'un géotropisme positif; leur direction est en effet verticale de haut en bas et leur extrémité pénètre rapidement dans le sol. L'orientation de ces rameaux se modifie aussitôt qu'ils sont souterrains, ils s'allongent horizontalement et leur évolution se continue comme celle des stolons souterrains ordinaires.

Il arrive cependant assez fréquemment que le bourgeon terminal supporte l'influence du nouveau milieu et continue à se développer. Dans ce cas, la croissance en longueur du stolon s'arrête pendant quelques jours, puis elle reprend avec plus d'intensité que si le rameau était resté souterrain. Les entrenœuds qui se forment sont plus allongés mais aussi d'un diamètre plus petit que ceux qui s'étaient développés dans le sol. Les nœuds portent des feuilles vertes écailleuses dentées, plus grandes que les écailles souterraines. On observe aussi quelquefois des racines, mais elles sont peu nombreuses. Pendant cette évolution, l'extrémité du stolon est nettement dirigée vers le sol, et bientôt elle pénètre à l'intérieur où son accroissement se continue normalement. La partie du stolon qui reste aérienne présente, comme dans le cas précédent, des rameaux latéraux à géotropisme positif, mais toutefois moins nombreux.

Si l'expérience est faite lorsque le stolon a terminé son évo-

lution et présente à son extrémité un renflement, différenciation de la tige dressée de l'année suivante, l'expérience ne donne aucun résultat. Le bourgeon terminal et toute la partie de la plante exposée à la lumière disparaissent pendant l'hiver.

Dans les expériences précédentes, le stolon a été exposé à la lumière sur toute son étendue. Dans d'autres cas, j'ai déterré séparément chacune des régions. D'abord la partie horizontale seule placée à la lumière n'a offert rien de particulier, sa coloration est devenue pourpre, puis verdâtre. Le bourgeon terminal seul mis à la lumière continue en général à s'allonger après un arrêt de quelques jours, mais son géotropisme positif est plus accentué que si le stolon avait été placé à la lumière sur toute sa longueur et il ne tarde pas à pénétrer de nouveau dans le sol. Enfin le renflement terminal, seul placé à la lumière à la fin de l'automne, se flétrit et meurt.

Les mêmes expériences répétées sur le *Stachys silvatica* ont donné les résultats suivants : un stolon souterrain complètement déterré supporte très bien l'influence du nouveau milieu ; son bourgeon terminal cesse de croître pendant quelques jours puis continue à évoluer, en donnant un rameau rampant vert pourvu de feuilles bien développées, et présentant une croissance plus rapide que dans le sol. L'allongement de ce rameau continue jusqu'au mois d'octobre ; à ce moment, son extrémité pénètre faiblement dans le sol pour se redresser aussitôt après et donner un bourgeon terminal aérien garni de feuilles protectrices.

Pendant ce temps la partie horizontale a pris une coloration verte, les racines adventives qu'elle portait se sont flétries en partie, les autres ont pénétré dans le sol et fixé solidement le stolon devenu aérien. Quelques bourgeons axillaires se sont développés et ont donné des bouquets de feuilles qui pour la plupart évolueront au printemps suivant en tiges dressées florifères.

Si l'on expose à la lumière un stolon dont la croissance en longueur est achevée, les racines adventives pénètrent de nouveau dans le sol et fixent l'axe qui persiste généralement sur presque toute sa longueur, la partie amincie la plus rapprochée de l'origine seule se flétrit.

Chez le *Scutellaria galericulata* le bourgeon terminal mis à la lumière se flétrit, mais le reste du stolon développe ses bourgeons axillaires qui se dirigent vers le sol et pénètrent à l'intérieur. Si l'expérience est faite quand la croissance en longueur est terminée, tout le stolon meurt.

Dans les *Mentha viridis* et *Mentha crispa*, lorsqu'on déterre un stolon souterrain à une époque où l'allongement n'est pas achevé, le bourgeon terminal cesse de s'accroître pendant deux ou trois jours, puis l'axe primitivement souterrain prend une coloration rougeâtre; aux nœuds les bourgeons axillaires commencent à se développer et donnent rapidement des rameaux verts dressés à géotropisme négatif (fig. 23). Le bourgeon terminal se flétrit généralement, mais, lorsqu'il persiste, il se redresse verticalement et donne une tige feuillée verte. Chacun de ces rameaux ascendants aériens peut atteindre une longueur de 15 à 20 centimètres et se ramifier, mais je n'ai jamais observé de commencement de floraison. Les racines adventives qui s'étaient formées aux nœuds se flétrissent en général, il n'en reste que quelques-unes qui pénètrent dans le sol et fixent ce stolon rampant. Pendant l'hiver, toute la partie aérienne disparaît. Si l'expérience est faite quand la croissance en longueur est achevée, on n'obtient aucun résultat. L'hiver étant proche, le stolon ne peut résister à l'influence du nouveau milieu et se détruit.

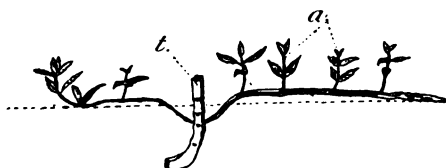


Fig. 23. — *Mentha viridis*. — Les bourgeons axillaires d'un stolon souterrain mis à la lumière évoluent en tiges aériennes dressées *a* — *t*, tige principale aérienne.

Avec les *Mentha rotundifolia* et *Mentha piperita*, on obtient des résultats à peu près semblables, mais le stolon, après s'être ramifié à la lumière, n'est pas détruit pendant l'hiver et se comporte comme les stolons aériens rampants que l'on rencontre dans ces deux espèces.

Dans le *Mentha aquatica* un stolon souterrain peut être exposé à la lumière de deux manières : 1° en le maintenant dans l'eau; 2° en le rendant aérien.

Dans le premier cas, quelle que soit l'époque à laquelle on

expérimente, le stolon continue à vivre. Si l'on place dans l'eau un stolon souterrain, on remarque que son accroissement terminal est plus rapide que s'il avait évolué dans le sol, les entre-nœuds sont plus longs et l'axe prend une coloration verte. Le stolon continue à se développer comme s'il avait toujours eu une existence aquatique. Dans le deuxième cas, le stolon souterrain mis directement à la lumière ne continue pas à s'accroître en longueur, le bourgeon terminal se flétrit et les bourgeons axillaires, au bout de quelques jours, se développent et donnent des axes dressés aériens stériles qui disparaîtront ensuite pendant l'hiver.

Si les expériences sont faites lorsque l'extrémité du stolon a déjà subi une différenciation, le stolon continue, dans le premier cas, à vivre et son extrémité s'enracine; dans le deuxième cas, toute la partie mise à la lumière meurt.

Chez le *Lamium album*, où nous avons observé deux générations successives, une de printemps et une d'été, j'ai expérimenté sur les stolons de chacune de ces générations.

Si, au printemps, on met à la lumière les stolons destinés à fournir les axes florifères d'été, on voit la croissance en longueur s'arrêter immédiatement; le stolon prend rapidement une coloration verte; son extrémité se redresse et se développe en tige dressée qui porte des fleurs. Les bourgeons axillaires entrent en voie de développement et chacun d'eux donne un rameau le plus souvent fertile. Les racines adventives portées par l'axe souterrain se dessèchent et lorsque ce rameau est resté pendant quelques jours à la lumière il a tout à fait l'aspect d'une tige rampante.

En plaçant à la lumière un stolon destiné à passer tout l'hiver dans le sol pour évoluer au printemps suivant en tige florifère, on constate que le bourgeon terminal ne peut supporter l'influence du nouveau milieu, mais les bourgeons axillaires entrent rapidement en voie de développement et donnent des axes dressés florifères à la fin de l'automne.

Dans le *Teucrium Chamædrys*, si on expose à la lumière un stolon devant donner la tige dressée d'automne, l'axe prend rapidement une teinte rougeâtre, les racines adventives se flétrissent et le bourgeon terminal se développe en tige dressée

florifère; les bourgeons axillaires s'accroissent à leur tour, en débutant par les plus rapprochés de la région terminale; les rameaux dressés qui en résultent donnent souvent des fleurs, il n'y a que ceux qui sont entrés en croissance les derniers qui restent stériles.

Si nous déterrons maintenant un stolon devant donner la tige dressée de printemps, le bourgeon terminal se dessèche, le reste du stolon demeure vivant, quelques bourgeons axillaires grossissent, mais leur évolution s'arrête là, les autres restent à l'état dormant, ce n'est qu'au printemps suivant que les bourgeons se développeront en tiges dressées florifères.

Chez le *Teucrium Scorodonia*, si nous plaçons à la lumière un stolon avant que l'extrémité ne soit différenciée, il cesse de s'allonger, prend une coloration verte et le bourgeon terminal se redresse en donnant une tige feuillée. Presque tous les bourgeons axillaires se développent aussi et donnent des axes dressés qui, grâce à leur lignification, persisteront pendant tout l'hiver et au printemps suivant évolueront en tiges dressées florifères. Si la différenciation terminale est achevée au début de l'expérience, le stolon supporte facilement l'influence du nouveau milieu et les bourgeons axillaires évoluent comme précédemment.

L'action de la lumière sur les stolons souterrains peut donc se résumer ainsi :

1° Le bourgeon terminal supporte l'influence du nouveau milieu. Dans ce cas, le stolon peut s'allonger et, comme dans le *Lycopus europæus*, pénétrer de nouveau dans le sol, ou arrêter sa croissance en longueur et différencier immédiatement son bourgeon terminal en tige dressée. Chacun des rameaux axillaires donne un axe aérien qui disparaîtra quelquefois pendant l'hiver (*Mentha*), ou persistera à la lumière (*Teucrium Scorodonia*) et n'évoluera qu'au printemps suivant et portera des fleurs.

2° Si le bourgeon terminal meurt, les bourgeons axillaires se développent un peu plus rapidement que dans le cas précédent, mais leur évolution est semblable.

Un grand nombre de bourgeons souterrains, qui seraient restés à l'état dormant ou auraient évolué en axes souterrains,

se développent activement en tiges dressées souvent florifères lorsqu'ils sont exposés à la lumière.

Action de l'obscurité sur les stolons souterrains. — Ici encore, il est utile de considérer des stolons à divers moments de leur évolution. Nous nous occuperons d'abord des stolons en voie de croissance.

Si l'on déterre un rameau souterrain de *Lycopus europæus* et qu'on le place à l'obscurité, on remarque, au bout de deux ou trois jours, qu'il s'est accru en longueur. Après une semaine, il s'est allongé de 7 à 8 centimètres, alors que les stolons voisins, les uns aériens, les autres souterrains, ne se sont accrus que de la moitié environ. Ses entre-nœuds sont longs, son diamètre est plus petit que celui de la partie qui s'est développée dans le sol, sa coloration est blanche et les poils qu'il porte sont beaucoup plus nombreux. Les nœuds possèdent des feuilles écailleuses plus larges et plus longues que celles qui ont pris naissance dans le sol. A chaque nœud se développent quatre racines adventives, une sur chacun des angles du rameau; ces racines poussent rapidement, et sont garnies sur toute leur longueur de nombreux poils absorbants. Lorsque ces racines atteignent une longueur de 4 à 5 centimètres, elles se flétrissent. Le bourgeon terminal est doué d'un géotropisme positif et s'enfonce dans le sol où il continue à évoluer en stolon ordinaire jusqu'à l'automne, époque à laquelle apparaîtra la première ébauche de l'axe dressé du printemps suivant. Les bourgeons axillaires de la partie déterrée se développent aussi assez rapidement, se dirigent immédiatement vers le sol à l'intérieur duquel ils pénètrent.

Chez le *Lamium album* la rapidité de la croissance en longueur est encore plus accentuée que dans l'expérience précédente. Le premier entre-nœud qui se développe dans l'obscurité atteint 6 à 8 centimètres et le deuxième de 12 à 15 centimètres. Le développement de ces deux entre-nœuds nécessite une dizaine de jours. A partir de ce moment la croissance semble se ralentir; les entre-nœuds sont moins longs et le bourgeon terminal se redresse (fig. 24). La partie rampante porte aux nœuds des feuilles écailleuses formant transition entre les écailles souterraines et les feuilles aériennes. Les racines sont

très développées. Le redressement de l'extrémité de ce stolon n'a point été provoqué par le milieu dans lequel il se trouve, car les axes souterrains homologues se recourbent de la même façon et au même moment. Lorsque le bourgeon terminal est redressé, son accroissement s'effectue d'une façon plus lente que précédemment; les nœuds ne portent plus de racines et les feuilles ont la même forme que celles qui se sont développées à la lumière, sont de dimensions un peu plus faibles et n'en diffèrent que par l'absence de chlorophylle. Toutes les parties qui se sont développées à l'obscurité sont pourvues

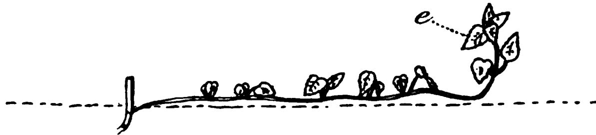


Fig. 24. — *Lamium album*. — Un stolon souterrain placé à l'obscurité porte des feuilles réduites et l'extrémité *e* se dresse.

de poils plus nombreux et plus allongés que ceux que l'on trouve sur les régions qui ont évolué à la lumière ou dans le sol. L'axe dressé à l'obscurité reste stérile et disparaît bientôt, tandis que les axes homologues, évoluant normalement, sont florifères.

Quelques bourgeons axillaires se développent et s'allongent horizontalement sans pénétrer dans le sol. Chacun des rameaux ainsi formés se redresse comme l'axe principal et disparaît également.

Dans les *Mentha viridis* et *Mentha aquatica* un stolon souterrain évoluant à l'obscurité montre une croissance plus rapide que dans les autres milieux, son épiderme est garni de nombreux poils allongés. Aux nœuds, les feuilles sont plus développées que dans le sol, mais moins qu'à la lumière. Les racines adventives apparaissent à l'aisselle de chacune des feuilles et au-dessus du bourgeon axillaire. Après un certain temps le bourgeon terminal pénètre dans le sol et achève son évolution comme s'il avait toujours été souterrain. Un certain nombre de bourgeons axillaires se développent en rameaux se dirigeant vers le sol à l'intérieur duquel ils pénètrent. Dans le *Mentha rotundifolia* le stolon se comporte de la même façon, mais sa ramification est plus abondante.

Chez le *Stachys silvatica* on observe les mêmes phénomènes de croissance et de développement de poils. L'évolution du stolon se continue ; l'extrémité, après s'être fixée solidement au sol, se redresse et des feuilles bien développées apparaissent, formant un bourgeon semblable à celui qui vient d'un stolon ordinaire, mais dépourvu de chlorophylle.

Si l'on déterre un stolon souterrain de *Teucrium Chamædrys* et en le plaçant à l'obscurité, sa croissance en longueur devient plus grande, mais cette accélération est moins visible que dans les expériences précédentes. La région qui s'est formée à l'obscurité montre un diamètre un peu plus réduit que la partie souterraine ; les poils y sont plus nombreux, sans toutefois y être aussi abondants que dans le *Lamium album* et le *Stachys silvatica* ; aux nœuds, les feuilles ont la forme de celles qui se sont développées à la lumière mais sont de dimensions plus réduites. Si l'on a expérimenté sur un stolon de printemps, le bourgeon terminal, quand arrive l'été, se redresse et la partie dressée est semblable aux tiges aériennes voisines, mais la chlorophylle y fait défaut. Cette tige, qui aurait évolué en tige florifère si elle avait vécu à la lumière, reste stérile. Le même redressement s'observe à la fin de l'automne, si on a expérimenté avec des stolons correspondant à la deuxième période végétative.

Chez le *Teucrium Scorodonia* j'ai observé à peu près les mêmes phénomènes, la croissance en longueur s'accentue, les poils deviennent abondants et la différenciation du bourgeon terminal s'effectue comme si le développement était souterrain.

En expérimentant sur des stolons chez lesquels la croissance en longueur est terminée, nous avons à examiner : 1° la partie horizontale souterraine ; 2° la région terminale différenciée lorsqu'elle est dans le sol.

1° Les nombreux axes horizontaux que j'ai placés à l'obscurité, chez le *Lycopus europæus*, le *Stachys silvatica*, les *Mentha*, le *Lamium album* et le *Teucrium Scorodonia*, ont présenté les mêmes modifications dans chacune des espèces : d'abord, disparition des racines adventives, puis accroissement des écailles et développement d'un grand nombre de bourgeons axillaires en axes doués d'un géotropisme positif.

2° Pour étudier le cas où la différenciation du bourgeon ter-

minal est souterraine, j'ai expérimenté sur les *Lycopus europæus*, *Scutellaria galericulata*, *Stachys palustris*.

Dans le *Lycopus europæus*, si la région terminale placée à l'obscurité est en contact avec le sol, des racines adventives apparaissent et le bourgeon reste à l'état de vie ralentie jusqu'au printemps. A ce moment, il se développe en tige dressée grêle, stérile, qui disparaît rapidement.

Dans le *Scutellaria galericulata* le bourgeon terminal meurt.

Dans le *Stachys palustris*, si le renflement terminal est placé à l'obscurité, mais dans un endroit humide en contact avec le sol, il continue à vivre et il évolue au printemps comme dans le *Lycopus europæus* mais, si l'humidité vient à faire défaut, le renflement se dessèche.

L'action de l'obscurité sur les stolons souterrains peut se résumer ainsi :

1° Accélération dans la rapidité de croissance en longueur:

2° Développement plus grand des poils, des feuilles et des racines ;

3° Développement des bourgeons axillaires.

CONCLUSIONS

I. — BIOLOGIE ET MORPHOLOGIE DES LABIÉES A STOLONS SOUTERRAINS

a) *Biologie et Morphologie externe.* — Les Labiées étudiées dans ce travail présentent toutes des stolons souterrains; quelques espèces possèdent en outre, soit des stolons aériens, soit des stolons aquatiques.

Il y a lieu de remarquer, en premier lieu, que l'ordre de développement des bourgeons donnant des axes souterrains est toujours le même, ainsi que la place qu'ils occupent sur la tige; ce sont toujours les bourgeons souterrains les plu rapprochés de la surface du sol qui évoluent les premiers ; une seule exception est à signaler dans le *Monarda mollis*, où l'ordre de développement est inverse.

Les rameaux souterrains qui atteignent le développement le

plus complet (*Lycopus europæus*, *Stachys silvatica*, etc.) passent par plusieurs stades :

1° Un stade dressé pendant lequel le bourgeon conserve le géotropisme négatif que présentent les bourgeons de la tige aérienne au début de leur croissance. Pendant cet allongement, le bourgeon terminal peut être amené hors du sol lorsque le nœud où il se développe est rapproché de la surface, ou rester souterrain dans le cas contraire (*Lycopus europæus*);

2° Une courbure de haut en bas avec pénétration dans le sol. Ce changement de direction peut être plus ou moins brusque et la nouvelle région du stolon peut, soit présenter une inclinaison voisine de la verticale (parties aériennes des stolons de *Lycopus*), soit s'allonger presque horizontalement (*Mentha viridis*).

3° Un stade dressé, qui est la première différenciation de la tige aérienne. A cette phase, le bourgeon terminal se présente sous plusieurs aspects : il est souterrain et renflé dans le *Lycopus europæus*, le *Stachys palustris*, etc., tandis que dans le *Stachys silvatica* il est aérien et montre un bouquet de feuilles protectrices.

Ces trois stades ne se rencontrent pas chez tous les stolons. En effet, quelques-uns débutent au deuxième stade, quelquefois même au troisième, suivant : 1° l'espèce à laquelle ils appartiennent; 2° la place qu'ils occupent sur l'axe dont ils sont issus; 3° l'époque à laquelle ils commencent à évoluer. C'est ainsi qu'on trouve chez le *Lycopus europæus* des stolons à évolution complète et d'autres à développement raccourci, tandis que chez le *Scutellaria galericulata* tous les stolons débutent au deuxième stade.

Dans certaines espèces (*Mentha rotundifolia*, *Stachys silvatica*) on trouve tous les intermédiaires entre les rameaux rampants aériens et les stolons souterrains. Les bourgeons souterrains les plus rapprochés de la surface du sol évoluent en effet en rameaux présentant alternativement des régions hypogées et des régions épigées, tandis que ceux qui sont plus éloignés de la partie aérienne et situés plus profondément donnent des axes complètement souterrains.

Chez les plantes vivant au bord de l'eau (*Mentha aquatica*,

Lycopus europæus, *Stachys palustris*) il existe des stolons issus de bourgeons souterrains et effectuant une partie de leur développement dans l'eau; leurs feuilles sont plus développées que les feuilles souterraines mais sont moins grandes que celles qui évoluent à l'air.

b) *Morphologie interne.* — Dans chaque plante adulte on peut distinguer trois parties offrant des caractères particuliers : 1° la région florifère; 2° la base de la tige aérienne ; 3° le stolon.

Par l'abondance des poils épidermiques, la faible épaisseur de l'écorce, la grande quantité de collenchyme dans les angles, la lignification de l'assise périmédullaire et du péricycle qui empêche l'assise génératrice de s'étendre d'un faisceau à l'autre, la partie florifère de la tige aérienne se distingue complètement des deux autres.

La base aérienne de la tige et le stolon offrent au contraire un grand nombre de caractères communs : absence ou réduction des poils épidermiques, écorce épaisse, collenchyme peu abondant, formations secondaires bien développées. Le stolon conserve à peu près la même structure sur toute sa longueur.

En comparant dans la même plante la structure de la tige aérienne, celle d'un rameau rampant et celle d'un axe souterrain, on voit que les caractères anatomiques ne diffèrent pas sensiblement.

c) *Différenciation du bourgeon.* — Le bourgeon terminal qui, pendant l'allongement du stolon, est à l'état de bourgeon dissocié, se différencie toujours à peu près à la même époque, à la fin de l'automne. Cette différenciation se montre sous divers aspects, tantôt sous forme de renflements souterrains renfermant des matières nutritives abondantes (*Lycopus europæus*, *Stachys palustris*), ou presque dépourvus de réserves (*Mentha crispa*), tantôt sous forme d'un bouquet de feuilles vertes au-dessus du sol (*Stachys silvatica*).

Ce renflement, attribué par certains auteurs à la formation de racines adventives dans la région qui le précède immédiatement, ne paraît pas avoir cette cause. Dans un grand nombre d'espèces, en effet (*Lycopus europæus*, *Stachys palustris*), ce renflement se manifeste, alors que le stolon ne porte encore

que des racines peu développées sur presque toute sa longueur.

Les rameaux souterrains se développent seulement lorsque la tige dressée a atteint son développement presque complet; ils apparaissent à la base de la tige principale, soit sur la partie aérienne, soit sur la partie souterraine. Les bourgeons de la partie souterraine dont l'évolution commence l'été donnent des stolons souterrains; s'ils se développent au printemps, ils donnent des tiges aériennes dressées. Les bourgeons situés sur la partie supérieure de la tige aérienne donnent, au printemps, des rameaux aériens, les uns florifères, les autres stériles; ceux qui se trouvent dans la région basilaire, dont la croissance commence plus tard, évoluent quelquefois en rameaux rampants, quelquefois en rameaux souterrains.

Chez le *Lamium album* et le *Teucrium Chamædrys* il existe deux périodes végétatives annuelles; les bourgeons axillaires de la partie souterraine, qui ont séjourné dans le sol pendant l'hiver, commencent à se développer à l'été pour donner des stolons souterrains dont l'extrémité fournit des tiges aériennes. Les bourgeons axillaires de cette nouvelle région souterraine donnent des stolons souterrains destinés à séjourner dans le sol pendant l'hiver.

d) *Racines adventives.* — Les racines ne se développent pas toujours avec la même rapidité; chez quelques espèces elles apparaissent à une très courte distance du bourgeon terminal, chez d'autres, elles ne se montrent que lorsque la croissance en longueur est terminée. Elles débutent toujours dans le voisinage des nœuds, tantôt au nombre de deux (*Scutellaria galericulata*), mais plus généralement au nombre de quatre (*Lycopus europæus*, *Stachys silvatica*, *Lamium album*, etc.) : celles qui sont placées sur la face supérieure ne se développent pas. A mesure que l'axe souterrain s'allonge, de nouvelles racines apparaissent : elles peuvent ne se montrer qu'aux nœuds (*Mentha viridis*), ou apparaître sur les entre-nœuds (*Lycopus europæus*). Toutes les racines n'ont pas la même importance : celles qui se développent sur la partie mince, près de l'origine, sont courtes, peu ramifiées et ne persistent pas longtemps; celles qui sont sur la partie horizontale sont plus abondantes, mais les plus importantes sont celles qui se développent le

plus tardivement sur la région qui précède immédiatement le bourgeon terminal différencié.

e) *Durée des stolons souterrains*. — La durée des stolons est variable. Dans le *Lamium album*, le stolon, dans quelques cas très rares, peut ne persister que pendant une période végétative, alors que sa durée ordinaire est d'une année. De même, dans le *Lycopus europæus*, les *Mentha*, les *Stachys*, le stolon ne dure qu'un an ; ce n'est que dans des circonstances exceptionnelles que l'on rencontre des rameaux souterrains âgés de deux ans, mais, dans ce cas, la vitalité de ces organes est bien affaiblie et les bourgeons qu'ils portent ont perdu à peu près complètement la faculté de se développer.

Dans les *Teucrium Chamædrys* et *Teucrium Scorodonia*, le stolon peut vivre pendant très longtemps (il est très rare qu'il soit détruit au bout de la première année). Pendant toute sa vie il continue à augmenter de diamètre, ses racines s'allongent et se ramifient, mais il n'en apparaît pas beaucoup de nouvelles. Lorsque, accidentellement, l'année se passe sans que la plante ait donné de nouvelles pousses souterraines, la base de la tige aérienne reste vivante, les bourgeons qu'elle porte évoluent l'année suivante en rameaux aériens, et ce phénomène se répète chaque année, jusqu'à ce qu'apparaissent des stolons souterrains. Au point où toutes ces tiges aériennes se seront développées il y aura un chicot (*Teucrium Chamædrys*).

II. — GERMINATION

Biologie et Morphologie externe. — Les Labiées à stolons souterrains ont toutes une germination épigée. La rapidité de croissance du bourgeon terminal varie avec les espèces. Dans le cours de l'évolution de la plantule, le nœud porteur des cotylédons, dont les bourgeons axillaires donnent des stolons, peut rester aérien (*Lamium album*, *Teucrium Chamædrys*), ou, au contraire, se trouver enfoncé dans le sol (*Lycopus europæus*, *Scutellaria galericulata*).

Lorsque cette région de la plantule est aérienne, les rameaux qui naissent des bourgeons cotylédonaires rampent sur le sol et les stolons souterrains se développent au nœud de ces rameaux

le plus rapproché de leur origine. Dans le cas contraire, les rameaux issus des mêmes bourgeons cotylédonaires ont une évolution complètement souterraine, ainsi que quelques autres qui naissent de bourgeons situés un peu plus haut.

L'évolution complète de ces stolons souterrains passe par deux stades : un stade horizontal et un stade dressé. Les rameaux souterrains qui se développent au-dessus des précédents débutent par un stade oblique de bas en haut auquel fait suite une partie horizontale et une extrémité redressée.

En comparant le développement de la plante à partir de la graine, à l'évolution annuelle de la plante adulte, on trouve des ressemblances frappantes pour chacune des espèces.

Les plantes n'ayant annuellement qu'une seule période végétative avec formation de stolons souterrains (*Lycopus europæus*, *Stachys silvatica*, *Scutellaria galericulata*, etc.) ont en général la base de l'axe épicotylé enfoncée dans le sol. La racine principale ne dure pas longtemps et est remplacée par de nombreuses racines adventives. La différenciation du bourgeon terminal du premier stolon est semblable à celle que l'on observe dans la plante âgée ; chez certaines espèces (*Lycopus europæus*) elle est souterraine avec un renflement, chez d'autres (*Stachys silvatica*) elle est aérienne.

Lorsque deux périodes végétatives annuelles se manifestent dans une espèce (*Lamium album*) on les retrouve à la germination, mais la formation des stolons souterrains qui évoluent en tiges aériennes à la fin de l'été est parfois remplacée par le développement de rameaux rampants aériens sur lesquels se développent les stolons souterrains devant passer l'hiver dans le sol.

Enfin, chez les plantes à stolons vivaces, comme le *Teucrium Chamædrys*, on trouve deux générations : la première représentée par des axes couchés sur le sol, et la deuxième par un stolon souterrain. Dans le *Teucrium Scorodonia*, la première année les axes souterrains n'apparaissent pas ; ils ne se développent que pendant la deuxième année à la base des tiges rampantes.

Chez ces deux espèces la racine principale persiste, se renfle, et le développement des bourgeons dans la région basilaire de la tige peut provoquer la formation d'un chicot. La tige aérienne primitive de la plantule est le plus souvent stérile.

Si la germination a lieu à la fin de l'été, la tige dressée qui correspond à la végétation de printemps ne se développe pas et le bourgeon terminal, si c'est une plante à bourgeon terminal aérien (*Teucrium Scorodonia*), reste petit, persiste pendant l'hiver et ne s'accroît que l'année suivante. La plantule présente un développement semblable à celui du bourgeon terminal du stolon considéré au même moment.

Morphologie interne. — La plantule offre trois régions qu'il importe de comparer au point de vue anatomique : 1° l'extrémité aérienne ; 2° la base de l'axe épicotylé, et 3° le stolon.

L'extrémité de la tige aérienne principale se rapproche de la région florifère par l'abondance des poils épidermiques, la grande quantité de collenchyme dans les angles et surtout par les formations secondaires qui sont discontinues.

D'autre part, si on compare la structure de la base de l'axe épicotylé près du nœud cotylédonaire avec celle du stolon près de son origine, on trouve un grand nombre de caractères communs : réduction du collenchyme, épaississement de l'écorce, développement des tissus conducteurs, etc. : le stolon est donc un organe qui conserve les caractères végétatifs de la base de la tige.

III. — ACTION DU MILIEU

Action de l'obscurité. — L'obscurité agissant sur des organes croissant habituellement à la lumière modifie leur développement. Les rameaux dressés, qui auraient été florifères, deviennent stériles; quelques-uns, placés près de la base, se couchent sur le sol et rampent.

Certains bourgeons de la tige aérienne, qui restent à l'état dormant lorsque la plante est cultivée à la lumière, entrent en voie de développement à l'obscurité, mais leur évolution s'arrête au bout de peu de temps.

Les axes rampants placés à l'obscurité s'accroissent plus rapidement qu'à la lumière; les feuilles qui se développent sur cette région sont réduites.

Si on place des stolons souterrains dans le milieu aérien, tout en les privant de lumière, on voit qu'ils s'allongent plus rapi-

dement et que les caractères de la vie aérienne apparaissent : poils épidermiques, plus grand développement des feuilles; de plus, les bourgeons axillaires du stolon entrent immédiatement en voie de développement et se différencient de suite en tiges feuillées.

Action du sol. — En plaçant dans le sol la tige dressée aérienne, les bourgeons axillaires, qui devaient évoluer en rameaux florifères dans la région supérieure de la tige, se développent en donnant des stolons plus ou moins allongés à extrémité rampante et toujours stérile.

Les bourgeons de la région basilaire, dont un certain nombre seraient restés à l'état dormant, se développent en stolons souterrains, ayant à peu près les mêmes caractères que les stolons souterrains normaux de la plante. Le début du développement de ces bourgeons est marqué par un allongement oblique qui rappelle l'orientation du rameau qu'ils auraient donné en évoluant à la lumière.

Les tiges rampantes très adaptées (*Lycopus europæus*) ne subissent que peu de modifications quand on les place dans le sol; leur croissance est un peu ralentie et leurs feuilles sont moins développées. Celles qui sont peu adaptées et qui portent quelquefois des fleurs (*Stachys silvatica*) subissent une adaptation plus complète en devenant rampantes et stériles.

Action de la lumière. — Si l'on expose à la lumière les axes souterrains, la tige peut s'adapter au nouveau milieu (*Mentha viridis*, *Lycopus europæus*), mais la croissance en est retardée.

Chez certaines espèces (*Mentha viridis*), la différenciation du bourgeon terminal apparaît aussitôt que le rameau est à la lumière ; dans d'autres (*Lycopus europæus*), le stolon continue à s'allonger et la différenciation n'apparaît que plus tard dans le sol.

Les bourgeons axillaires de la partie exposée à la lumière se développent en grand nombre, tandis qu'ils seraient restés à l'état dormant dans le milieu souterrain. Ils évoluent suivant les cas soit en rameaux souterrains (*Lycopus europæus*) soit en rameaux dressés aériens (*Mentha viridis*).

IV. — COMPARAISON DES LABIÉES A STOLONS SOUTERRAINS ET DES LABIÉES A STOLONS AÉRIENS

Si l'on compare les Labiées à stolons souterrains et les Labiées à stolons aériens, on trouve que, dans l'ensemble, leur biologie est semblable.

En considérant le développement des stolons aériens chez les *Glechoma hederacea*, *Ajuga reptans*, etc., on observe les mêmes stades dans leur évolution que ceux que nous avons décrits dans celle des stolons souterrains : un stade dressé, un stade horizontal et un redressement du bourgeon terminal à la fin de la période végétative. On observe également des abréviations dans le développement de quelques-uns de ces axes ; un rameau peut en effet ne débuter qu'au deuxième stade, par exemple.

Le bourgeon terminal du stolon souterrain offre le même aspect que celui du stolon aérien, il est dissocié.

Enfin il existe un certain nombre d'espèces, comme les *Stachys silvativa*, *Mentha rotundifolia*, qui, par la présence de rameaux aériens et de rameaux souterrains, forment la transition entre les deux groupes.

Si l'on admet, avec Maige, que le groupe des Labiées à stolons aériens s'est différencié sous l'action de la lumière diffuse, il semble donc logique d'attribuer aux Labiées à stolons souterrains la même origine.

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES

h, niveau du sol — *t*, tige principale aérienne — *s*, stolon souterrain — *m*, stolon mi-aérien, mi-souterrain — *f*, axe florifère — *x*, niveau de l'eau — *r*, rameau rampant aérien — *n*, rameau stérile — *e*, épiderme — *p*, poil — *c*, collenchyme — *b*, bois — *l*, liber — *a*, assise périmédullaire — *d*, endoderme — *g*, assise génératrice — *v*, vaisseaux — *i*, sclérenchyme.

PLANCHE XI

Fig. 1. — Base de tige principale de *Lycopus europæus* avec les divers stolons.

Fig. 2. — Jeune pied de *Lycopus europæus* montrant la disparition de la racine principale et le développement des stolons au nœud cotylédonaire.

Fig. 3. — Partie inférieure de la tige principale de *Scutellaria galericulata* avec l'origine des divers stolons.

Fig. 4. — Région basilaire de la tige principale de *Stachys palustris* avec les stolons aquatiques et les stolons souterrains.

Fig. 5. — Extrémité d'un stolon souterrain de *Mentha viridis*.

Fig. 6. — Base de tige principale de *Stachys silvatica*; un rameau aérien issu de la base de la tige est devenu rampant sur une petite longueur et l'extrémité est florifère.

PLANCHE XII

Fig. 1. — Pied de *Lamium album* à la fin de la période végétative de printemps; la tige aérienne florifère est couchée sur le sol et l'extrémité des stolons souterrains est au niveau du sol.

Fig. 2. — Pied de *Lamium album* à la fin de la deuxième période végétative; la tige aérienne de printemps est desséchée; la tige d'automne est florifère et les stolons ont terminé leur croissance.

Fig. 3. — Jeune pied de *Stachys silvatica* montrant l'origine des stolons.

Fig. 4. — Base de tige de *Mentha rotundifolia* avec les divers stolons.

Fig. 5. — Pied de *Teucrium Chamædrys* à la fin de la première année; les stolons se développent sur les rameaux rampants aériens.

Fig. 6. — Pied de *Teucrium Scorodonia* à la fin de la première année; l'axe principal est couché sur le sol et les bourgeons de la base de la tige ont donné des rameaux rampants aériens.

PLANCHE XIII

Fig. 1. — Pied de *Teucrium Scorodonia* à la fin de la deuxième année; les stolons souterrains naissent sur les rameaux rampants aériens.

Fig. 2. — Pied de *Mentha piperita*; l'extrémité des rameaux rampants et descendants s'est redressée sous l'action de l'obscurité.

Fig. 3. — Pied de *Stachys silvatica* ayant été enterré jusqu'à la région florifère.

Les bourgeons axillaires de la tige principale ont évolué en tiges rampantes stériles.

Fig. 4. — Cotylédon de *Mentha piperita*.

Fig. 5. — Cotylédon de *Mentha viridis*.

Fig. 6. — Plantule de *Monarda mollis*.

PLANCHE XIV

Fig. 1. — Coupe transversale de la région florifère d'une tige de *Lycopus europæus*.

Fig. 2. — Bois d'un stolon souterrain d'un an de *Monarda mollis*.

Fig. 3. — Bois d'un stolon de printemps de *Lamium album*.

Fig. 4. — Bois d'un stolon d'automne de *Lamium album*.

Fig. 5. — Écorce d'un stolon souterrain de *Mentha piperita*.

Fig. 6. — Coupe transversale dans la région florifère de la tige de *Mentha rotundifolia*.

Fig. 7. — Coupe transversale de la base d'une tige aérienne de deuxième année de *Teucrium Scorodonia*.

NOUVELLES RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DE L'EMBRYON CHEZ LES CRUCIFÈRES

Par M. R. SOUÈGES

Après les travaux remarquables de KNY (1), de WESTERMAIER (2) et de FAMINTZIN (3), complétant et rectifiant les premières observations de TULASNE (4), de SCHACHT (5) et surtout de HANSTEIN (6), il paraissait vraiment superflu d'examiner de nouveau l'embryon des Crucifères. Certaines parties de la question demeuraient néanmoins obscures. On peut s'en convaincre en lisant le Mémoire que L.-C. RIDDLE (7) a consacré à l'embryologie de l'*Alyssum macrocarpum* et celui que VANDENDRIES (8) a tout récemment publié sur le développement de certaines Crucifères, le *Draba verna* et le *Cardamine pratensis* en particulier.

RIDDLE regrette vivement qu'il subsiste encore des confusions sur les résultats fournis par HANSTEIN. Il est vrai que

(1) KNY (L.), Wandtafeln für den naturwiss. Unterricht, 1, Taf. X, (p. 20-22, du texte) Berlin, 1874.
(2) WESTERMAIER (M.), Die ersten Zelltheilungen im Embryo von Capsella Bursa-pastoris M. ((*Flora*, XLIX, 1876).
(3) FAMINTZIN (A.), Embryologische Studien (*Mém. de l'Ac. impériale des Sc. de St-Pétersbourg*, 7e série, XXVI, n° 10, 1879).
(4) TULASNE (L.-R.), Études d'embryologie végétale (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 3e série, XII, p. 21, 1849).
(5) SCHACHT (H.), Ueber Pflanzen-Befruchtung (*Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot.*, I, p. 193, 1858).
(6) HANSTEIN (J.), Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen (*Bot. Abhandl.*, 1, Bonn, 1870).
(7) RIDDLE (L.-C.), The embryology of Alyssum (*Bot. Gazette*, XXVI, p. 314, 1898).
(8) VANDENDRIES (R.), Contribution à l'étude du développement chez les Crucifères (*La Cellule*, XXV, p. 415, 1909).

l'auteur semble ignorer les travaux de Kny, de Westermaier et de Famintzin et ne connaître celui de Hanstein que par les traductions ou extraits consignés dans les ouvrages classiques.

Il faut convenir que l'on trouve dans le Mémoire de Hanstein des erreurs profondes. Je signalerai celle qui se rapporte à la formation des quadrants et d'après laquelle la deuxième cloison qui prend naissance dans les deux cellules embryonnaires, séparées par une première paroi axiale, est une cloison équatoriale engendrant dans chacune de ces deux cellules deux quadrants superposés. L'erreur commise dans le texte n'est pas exprimée dans les figures (1), ce qui explique sans doute la grande confusion où sont tombés les auteurs qui, pour la rédaction des livres d'enseignement, ont eu à se reporter au Mémoire du célèbre embryologiste de Bonn. On peut se demander, en outre, si Hanstein n'a pas été influencé par Tulasne qui, dans son texte comme dans ses figures, décrit de manière erronée la formation des quatre premières cellules embryonnaires. Les fautes d'observation que l'on trouve dans ces premiers travaux ont été relevées dans la suite; certaines ont néanmoins continué à se propager, ce qui montre combien la vérité éprouve de difficultés à se faire connaître quand l'erreur l'a déjà précédée.

A toute période du développement, il est indispensable d'appuyer par l'examen de coupes transversales les observations assez faciles que permettent les coupes longitudinales. C'est probablement pour avoir négligé les règles de cette rigoureuse méthode que Vandendries, quarante ans après Hanstein, s'est mépris pareillement sur le processus de division des premières cellules de l'embryon. « Bientôt apparaît, dit-il, dans le proembryon (proembryon terminal ou cellule embryonnaire proprement dite) une division perpendiculaire à l'axe suivie d'une division axiale des deux cellules sœurs. La sphère qui représente, à ce moment, le proembryon se partage ainsi en quadrants symétriques séparés par deux cloisons à angle droit, l'une dans le plan axial, l'autre perpendiculaire à celui-ci. »

En dehors du véritable mode de formation des quadrants

(1) Voir fig. 2 et 3, Taf. I, du Mémoire de Hanstein.

et des octants, que KNY a le premier fait connaître, en 1874, au sujet du *Brassica Napus*, et que j'ai jugé nécessaire de décrire encore une fois en m'appuyant sur de nouveaux exemples, il existe dans l'histoire du développement de l'embryon chez les Crucifères, d'autres questions qu'il était intéressant d'envisager : les unes, pour confirmer ou infirmer les solutions qui leur ont été données, les autres, demeurées en suspens ou complètement inaperçues, pour tenter de les résoudre ou de les approfondir, en s'aidant des données acquises actuelles et des nouvelles techniques de travail. Aux premières on peut rattacher, par exemple, la séparation extraordinairement précoce de l'épiderme, la différenciation du périblème et du plérome, l'origine et le mode de développement de l'hypophyse, l'ordre d'apparition des parois cellulaires dans les trois histogènes de l'octant inférieur; aux secondes, la marche des segmentations dans l'octant supérieur, la formation des cotylédons et la véritable position de leur point d'origine, les rapports des directions de division des premières cellules embryonnaires et les conséquences qu'on peut en tirer pour la détermination des affinités.

Comme matériel de recherches, j'ai choisi le *Lepidium sativum* L., le *L. campestre* R. Br., le *L. Draba* L., le *Cochlearia officinalis* L. Chez toutes ces espèces, les phénomènes du développement se sont montrés entièrement concordants. Les *Lepidium* possèdent dans chaque loge un ovule descendant dont le plan de symétrie se confond avec la partie la plus large de la silicule ; cette disposition permet d'orienter facilement les fruits et d'obtenir de bonnes coupes transversales et longitudinales de l'embryon. Le *Cochlearia* possède par loge plusieurs ovules insérés obliquement sur le placenta ; pour obtenir, dans les premiers stades, des coupes transversales de l'embryon, j'ai dû couper transversalement la silicule sur une incidence de 45° environ, ce qui, tout en me fournissant les coupes transversales des embryons d'une loge, me donnait les coupes longitudinales des embryons de la loge voisine.

Au sujet de ses recherches sur la double fécondation chez les Crucifères, GUIGNARD (1), en 1902, a eu l'occasion d'observer

(1) GUIGNARD (L.), La double fécondation chez les Crucifères (*Journal de Botanique Morot*, XVI, 1902).

les premiers cloisonnements de l'embryon du *Capsella Bursa-pastoris*. L'œuf se divise, dit-il, après la formation des quatre premiers noyaux d'albumen. C'est, en effet, à ce moment

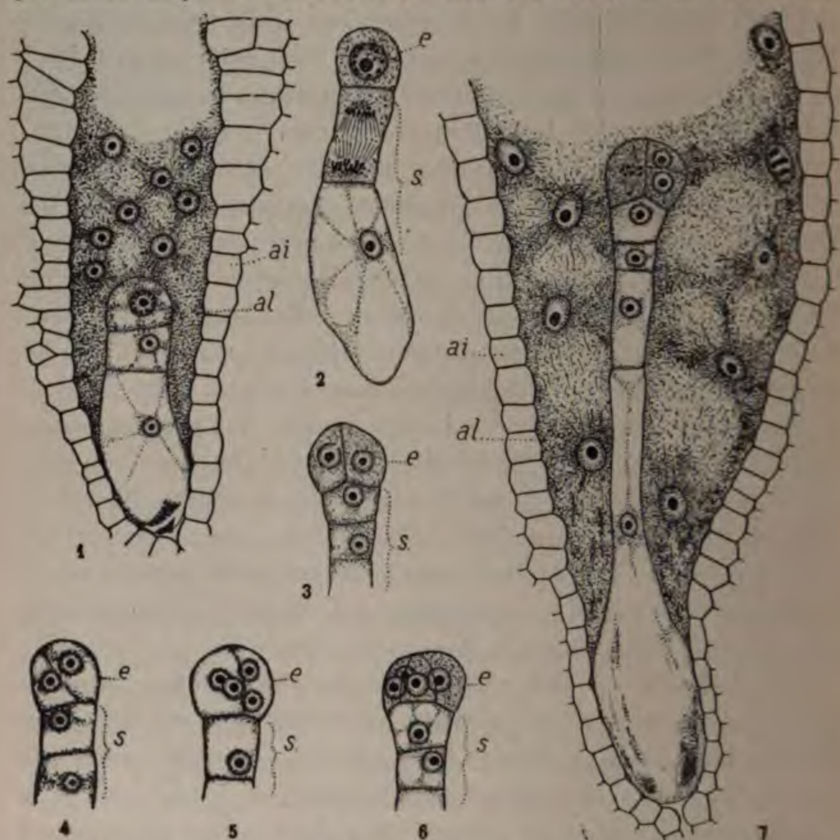


Fig. 1 à 7. — *Lepidium sativum* L. — Les premiers stades du développement de l'embryon jusqu'à la formation des quadrants. Les figures 4 et 5 représentent deux dispositions exceptionnelles des deux et des quatre premières cellules embryonnaires; *ai*, assise interne du tégument séminal interne; *al*, albumen; *e*, embryon proprement dit; *s*, suspenseur. G : 480.

qu'a lieu, dans le cas le plus général, l'apparition de la première cloison dans l'embryon. Elle est transversale et sépare deux cellules dont les caractères sont nettement différents : la cellule apicale, plus petite et très plasmatique, la cellule basale déjà très vésiculeuse et peu riche en éléments colorables. La deuxième division est également transversale (fig. 1) et intéresse la cellule basale (1).

(1) D'après L.-C. Riddle (*loco citato*) et M. Schaffner (The embryology of

La division suivante se montre dans la cellule médiane nouvellement engendrée ; elle est transversale comme les deux précédentes (fig. 2). C'est pendant ce cloisonnement que j'ai vu apparaître les premiers signes de la caryocinèse dans le noyau de la cellule apicale ou cellule embryonnaire proprement dite ; la cloison qui se forme est verticale, séparant deux cellules juxtaposées. Pendant ce temps la cellule inférieure du proembryon, voisine du micropyle, se renfle en forme d'outre, puis s'allonge dans sa partie supérieure et semble jouer, dans l'alimentation de l'embryon, un rôle assez important, comme en témoignent sa forme géante, la pauvreté de son protoplasme colorable, l'abondance, au contraire, des liquides qui remplissent ses vastes vacuoles. Toute la partie renflée de cette cellule, à la surface de laquelle on peut encore distinguer les vestiges des synergides, se trouve logée dans une sorte de cæcum micropylaire, séparé du reste de la cavité du sac embryonnaire par un étranglement assez prononcé. Au voisinage de ce cæcum, les éléments de l'assise interne du tégument sont nettement aplatis ; ils le sont bien moins au niveau de la grande cavité du sac, où ils apparaissent même parfois allongés radialement (fig. 7).

C'est aux dépens de la cellule médiane du proembryon tricellulaire que se produit surtout l'allongement du suspenseur. Les divisions sont toujours plus fréquentes dans les cellules les plus voisines de l'embryon proprement dit. Dans cette région, en effet, l'activité de multiplication se conserve intégralement, tandis qu'elle semble décroître dans les cellules inférieures, au profit de la faculté sécrétrice. Au fur et à mesure que l'on se rapproche de la base du suspenseur, les cellules offrent des

the Shepherd's Purse. *The Ohio Naturalist*, VII, 1906), le deuxième cloisonnement apparaît dans la cellule embryonnaire proprement dite. Je n'ai pas rencontré dans mes préparations des figures de division me permettant de confirmer cette observation. Au contraire, les caractères des noyaux (dimensions, répartition des éléments chromatiques dans leur intérieur), dans le proembryon bicellulaire, m'ont toujours permis de supposer que le noyau de la cellule basale entrait en division avant celui de la cellule apicale. L'on peut voir, en outre, dans l'embryon tricellulaire de la figure 1, que les deux noyaux des deux cellules inférieures, d'aspect identique et plus petits que celui de la cellule supérieure, paraissent être frères et provenir d'une division récente.

dimensions plus considérables et la place occupée, dans leur intérieur, par les vacuoles devient prépondérante.

La plupart des auteurs ont, comme moi, observé le cloisonnement vertical (fig. 3) de la cellule embryonnaire au moment où le suspenseur compte trois cellules. HANSTEIN et FAMINTZIN ont figuré de jeunes embryons de *Capsella Bursa-pastoris*, dans lesquels le nombre des cellules du suspenseur, à ce même moment, est un peu plus élevé. Je ne crois pas que l'on doive attacher à ces faits une grande importance; ils démontrent seulement que l'origine de la cellule hypophysaire ne peut être établie aussi simplement qu'ailleurs, chez le *Myosurus minimus* par exemple, et que son individualisation est un phénomène assez tardif dans le cours du développement embryonnaire.

Depuis HANSTEIN, on répète volontiers que la cloison verticale apparue dans la cellule embryonnaire primitive marque le plan de séparation des futurs cotylédons. Il est certain que HANSTEIN, en exprimant cette idée, avait en vue uniquement les rapports de la première cloison méridienne avec le lieu d'origine des cotylédons et nullement les relations de cette cloison avec l'orientation définitive des cotylédons dans l'intérieur de la graine. Si l'on interprète de cette dernière manière la règle de HANSTEIN, il faut admettre que, chez les Crucifères, la première cloison doit être parallèle au plan de symétrie de l'ovule, quand les cotylédons de la graine sont accombants, qu'elle doit être perpendiculaire, au contraire, à ce même plan, quand les cotylédons sont incombants, condupliqués, spiralés ou sinués. Il est assez piquant de faire remarquer que, chez les *Lepidium* et le *Capsella Bursa-pastoris*, où les cotylédons sont incombants, la première cloison se place, en effet, toujours perpendiculairement au plan de symétrie ovulaire. D'autre part, chez l'*Alyssum macrocarpum*, espèce à cotylédons accombants, RIDDLE a observé, dans la cellule embryonnaire, deux noyaux placés l'un derrière l'autre, séparés par conséquent par une paroi parallèle au plan de la figure, lequel n'est autre que le plan de symétrie ovulaire. Le même phénomène se produit chez le *Cochlearia officinalis* qui possède également des cotylédons accombants; j'ai pu constater dans l'embryon que j'examinais en coupes longitudinales, perpendiculaires au plan

de symétrie, la formation d'une première cloison méridienne normale au plan de section et séparant deux cellules placées à droite et à gauche l'une de l'autre. Que prouvent cependant ces observations? L'examen des coupes transversales, à tous les stades du développement où l'on peut distinguer nettement les traces des premières parois verticales, démontre surabondamment que ces rapports de positions sont tout à fait dépourvus de fixité, que l'embryon tourne de très bonne heure dans les deux sens autour de son axe et, partant, que la première cloison méridienne peut occuper les situations les plus variables par rapport au plan de symétrie de l'ovule. Je démontrerai en outre, un peu plus loin, que les cotylédons ne naissent symétriquement par rapport au premier plan de division que d'une manière tout à fait exceptionnelle, de sorte qu'il ne paraît exister aucune relation réelle entre l'orientation définitive de ces organes et cette cloison et qu'en définitive leur position, dans l'intérieur de la graine adulte, dépend de causes qu'il n'est pas possible de déterminer.

On remarquera, dans la figure 4, que la première cloison née dans la cellule embryonnaire n'est point verticale; elle est inclinée et sépare deux cellules de dimensions inégales dont les noyaux se trouvent placés à des niveaux un peu différents. Il y a là quelque chose de tout à fait comparable à ce que j'ai précédemment observé chez les *Adonis* et le *Ficaria ranunculoides* (1) et l'analogie semble se poursuivre dans les stades ultérieurs, puisque la figure 5 montre une disposition nettement tétraédrique des quatre premiers noyaux embryonnaires. Ces deux exemples de disposition constituent évidemment des exceptions qui ont été seulement rencontrées dans une série de préparations provenant de fruits cueillis à l'arrière-saison. L'observation cytologique montre, d'ailleurs, qu'il s'agit là d'embryons souffreteux, peut-être parthénogénétiques, ne possédant pas une grande vitalité ; leur protoplasme est rare et peu colorable, leurs noyaux sont petits et pauvres en chromatine. Le peu de vigueur de ces individus, attribuable, selon toute vraisemblance, à l'absence des excitants extérieurs ordi-

(1) Souèges (R.), Recherches sur l'embryogénie des Renonculacées (*Bull. Soc. Bot. France*, LIX, p. 475, 1912, et LX, p. 237, 1913).

naires, dénoterait, en même temps, l'annihilation de la réaction cellulaire, l'effacement des propriétés acquises et

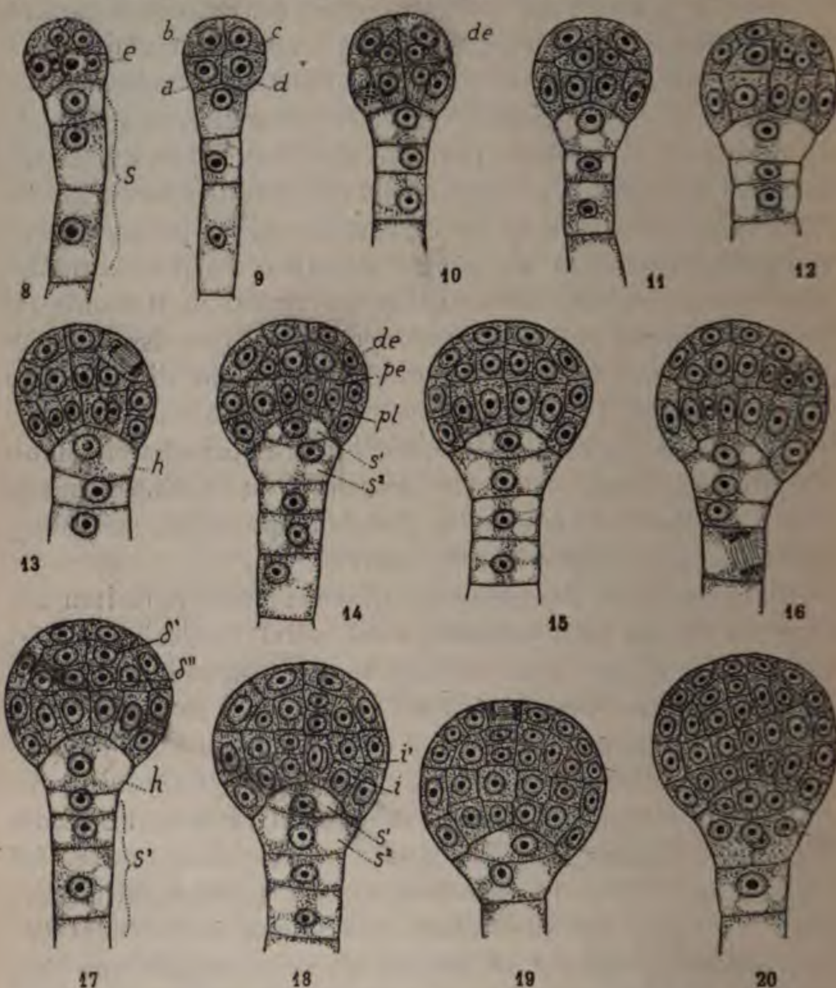


Fig. 8 à 20. — *Lepidium sativum* L. — Coupes longitudinales de l'embryon aux stades qui correspondent à la différenciation et aux premiers cloisonnements des histogènes. En 8 et 9, formation des octants. La cellule terminale du suspenseur en 13 et 17 peut être considérée comme la cellule hypophysaire : *e*, embryon proprement dit ; *s*, suspenseur ; *s'*, suspenseur proprement dit ; *h*, hypophyse ; *de*, dermatogène ; *pe*, périblème ; *pl*, plérome : *a*, *d* ; octants inférieurs : *b*, *c* ; octants supérieurs. G : 480.

l'existence seule des forces qui président aux règles primitives de la division. Au lieu de se placer horizontalement dans un même plan, les quatre premières cellules embryonnaires

prennent la disposition tétraédrique qui découle des directions purement théoriques des astrosphères.

Normalement, les quadrants se forment, chez les *Lepidium* et le *Cochlearia officinalis* comme chez toutes les autres Crucifères, par cloisonnement vertical des deux premières cellules embryonnaires (fig. 6). On sait que HANSTEIN a commis, à ce sujet, une erreur grossière. On trouve cependant dans son Mémoire des figures très exactes qui représentent un peu de côté des proembryons aux stades des quadrants, et l'on est surpris qu'après les avoir reproduites l'auteur ait exprimé une opinion contraire à ce qu'elles démontrent. Il s'ensuit que HANSTEIN et ceux qui l'ont suivi dans son erreur appellent quadrants ce qui correspond en réalité aux quatre octants antérieurs ou postérieurs. En effet, HANSTEIN fait apparaître les cloisons horizontales séparant les deux étages, dans les deux premières cellules embryonnaires, avant les cloisons méridiennes de deuxième degré ; il fait même apparaître le dermatogène avant ces deux cloisons et, à l'appui de son affirmation, donne quelques figures (1) qui, d'après nos connaissances actuelles, sont difficiles à interpréter. Ce n'est qu'après la division des cellules de dermatogène que la première cloison méridienne s'établit, d'après l'auteur, dans chacune des deux cellules intérieures. Il est évident que les cloisons verticales que HANSTEIN a vues se former, à ce stade, sont celles qui prennent naissance dans l'intérieur des octants inférieurs et non celles qui séparent deux octants voisins.

Comme on le voit, la formation des quadrants et des octants est tout entière erronée dans HANSTEIN. Chez la plupart des Crucifères examinées après lui, les auteurs ont pu établir que les quadrants se disposent dans un plan, séparés par deux cloisons cruciales, et que les octants se forment par division transversale de chacun de ces quadrants. Les octants se constituent de cette même manière chez les *Lepidium* examinés et chez le *Cochlearia officinalis* (fig. 8, 9, 22 et 23).

La première division qui se produit dans l'intérieur de l'octant sépare le dermatogène. Pour cela, le fuseau de division

(1) Voir dans HANSTEIN, *loco citato*, figures 9, 10, 11, 12, 13, 14 A.

du noyau se place exactement selon le rayon de la partie embryonnaire supposée sphérique et la cloison qui prend nais-

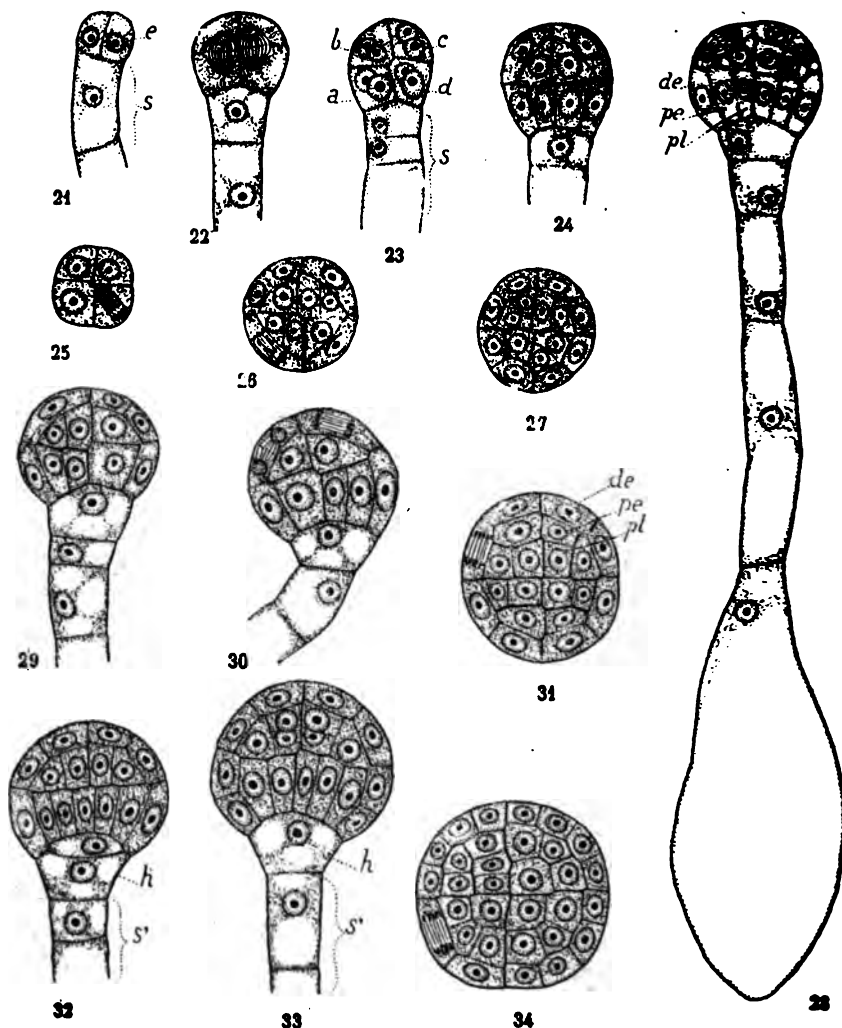


Fig. 21 à 34. — *Cochlearia officinalis* L. — Coupes longitudinales et transversales de l'embryon aux premiers stades du développement. Mêmes lettres que dans les précédentes figures. G : 480.

sance s'appuie sur les parois équatoriales et méridiennes, séparant une cellule extérieure et une cellule centrale en forme de prisme (dans les octants inférieurs) ou de pyramide (dans les octants supérieurs) triangulaires (fig. 10, 11, 24 et 25). J'ai

déjà indiqué ailleurs (1) combien cette cinèse paraissait s'écarter des règles ordinaires de la division, en ce sens que le fuseau mitotique ne se plaçait pas dans un plan exactement perpendiculaire au plan vertical de la division précédente. J'ajoutais à ce sujet qu'il fallait voir là un phénomène d'accélération génésique entraînant, avant l'heure, l'apparition de l'épiderme, premier tissu différencié. On peut, à la rigueur, trouver l'explication de ce mécanisme d'accélération et en même temps les raisons de cette infraction à la loi de l' « intersection perpendiculaire des plans de division successifs » dans ce fait que, au moment de la division, par suite de la croissance rapide de l'embryon et de la turgescence de ses cellules, les parois périphériques se trouvent très distendues et apparaissent parfois tellement bombées vers l'extérieur que la distance, séparant le milieu de ces parois du centre de l'embryon, est plus grande que celle qui, sur le plan équatorial, sépare, l'un de l'autre, les deux angles périphériques. Dans ce cas, il semble que la loi de « la plus grande distance » recouvre son droit de priorité sur celle de l' « intersection perpendiculaire des plans de division successifs » et que le phénomène d'accélération ne doive pas être localisé dans l'apparition de la cloison, mais dans le mode de croissance de la cellule octant.

Dès maintenant il est intéressant de faire observer que la cellule intérieure de l'octant embryonnaire des Crucifères présente, au point de vue de la marche des cloisonnements, les plus étroites analogies avec l'octant tout entier du *Myosurus minimus*. Ceci est vrai pour les octants des deux étages et se reconnaît particulièrement dans l'octant supérieur jusqu'aux stades les plus avancés du développement.

J'envisagerai successivement l'octant inférieur, l'octant supérieur, puis l'hypophyse.

Octant inférieur. — Après séparation de l'épiderme, la première cloison qui prend naissance dans l'octant est parallèle à l'un des plans méridiens (fig. 26 et 43). Envisagée dans ses rapports de position avec les parois analogues engendrées dans

(1) Souèges (R.), Recherches sur l'embryogénie des Renonculacées. (*Bull. Soc. Bot. France*, LXI, p. 31, 1914).

les octants voisins, elle n'est pas dans tous les cas nettement perpendiculaire à ces parois; elle peut aussi, ou bien leur être parallèle, ou bien être parallèle à l'une et perpendiculaire à l'autre; en somme les dispositions observées sont celles que j'ai théoriquement indiquées au sujet des *Ranunculus* (1). Si l'on envisage, en outre, les positions de ces premières cloisons dans les octants

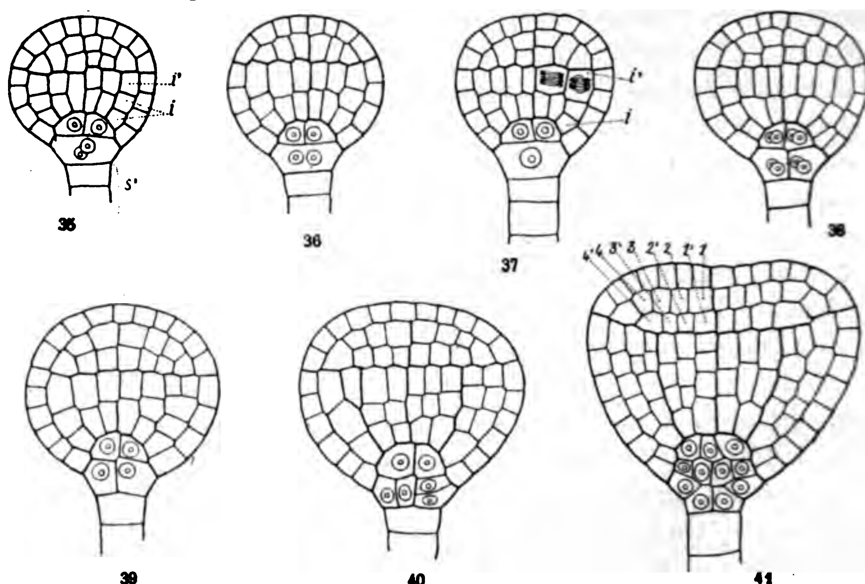


Fig. 35 à 41. — *Lepidium sativum* L. — Coupes longitudinales de l'embryon aux stades qui précèdent la naissance des cotylédons. *s'* : suspenseur proprement dit; *i* et *i'* : premières cellules du périblème. G : 380.

inférieurs et dans les octants supérieurs directement superposés, on est encore obligé de reconnaître qu'il n'y a, entre elles, aucune relation fixe.

La cloison suivante est verticale, normale à la précédente et à la cloison méridienne (fig. 31, 46, 48); elle prend naissance dans la plus grande des deux cellules préalablement formées, dans celle que l'on peut considérer comme l'homologue de la cellule α de l'embryon du *Myosurus minimus*, abstraction faite de l'épiderme. Ce n'est qu'après la formation de ces deux parois rectangulaires que se trouvent définitivement différenciés les trois histogènes (fig. 48). Il existe, à ce sujet, dans le travail de HANSTEIN, une erreur que les travaux postérieurs de KNY, de

(1) *Bull. Soc. Bot. France*, LX, p. 545, 1913.

Westermaier et de Famintzin ont rectifiée, sans parvenir néanmoins à la faire disparaître totalement. Comme on l'a déjà fait remarquer, la notion d'octant ne se trouve pas exprimée dans le travail de Hanstein. Pour lui, les quatre quadrants sont disposés dans un plan vertical, et, dans chacun des deux quadrants inférieurs, après séparation du dermatogène, s'établit d'abord une cloison verticale, perpendiculaire à la première paroi méridienne, puis les deux nouvelles cellules engendrées (qui correspondent, d'après ce que nous savons maintenant, aux deux cellules intérieures d'un octant antérieur et d'un octant postérieur) se segmentent parallèlement à la membrane périphérique pour donner naissance à une cellule fille extérieure, représentant le périblème, et à une cellule fille intérieure, représentant le plérome. Ce mode de séparation tout à fait inexat de l'écorce et du cylindre central se trouve encore exposé dans certains ouvrages d'enseignement.

Dans le dermatogène, il ne s'établit que des cloisons radiales. La première est verticale (fig. 26, 43) ; dans les deux cellules filles engendrées elles sont horizontales (fig. 13, 33). Elles se succèdent de la même manière dans les quatre nouvelles cellules ; les cellules supérieures se divisant généralement avant les cellules inférieures. Dans la suite, il semble en être toujours ainsi ; les divisions sont plus fréquentes dans les cellules voisines des octants supérieurs. Les cellules qui touchent directement à l'hypophyse restent longtemps réduites à quatre par octant ; elles apparaissent, en coupe transversale, comme les chefs de file d'un nombre, sans cesse croissant, de rangées cellulaires divergentes. Au moment de la naissance des protubérances cotylédonaires ces cellules se cloisonnent tangentiellement pour constituer la coiffe ou épiderme composé de la racine (fig. 41, 68 à 75).

Le périblème, au moment de sa différenciation (fig. 31 et 48), se compose de deux cellules qui, en coupe transversale, sont limitées, l'une, la plus jeune, par quatre côtés, l'autre, la plus ancienne, par trois côtés. Cette dernière se divise en prenant une cloison verticale parallèle à la paroi méridienne (fig. 34, 51, 55). La cellule de plérome se trouve ainsi entourée de trois cellules de périblème qui peuvent former deux assises nettement

concentriques, en prenant chacune une cloison tangentielle (fig. 58). Dans la plupart des cas cependant, la cellule périblémique médiane conserve son apparence triangulaire et se sépare, comme la cellule dont elle dérive, par une paroi verticale normale à la paroi précédente, en deux cellules dont l'une demeure toujours limitée par trois côtés. Le même processus de cloisonnement peut encore se reproduire dans cette dernière cellule, et les éléments du périblème ne se disposent en assises régulièrement concentriques que lorsque le plérome en voie de multiplication exerce sur eux une pression suffisante. En résumé, le développement du périblème se fait par une série de cloisonnement rectangulaires ; les parois tangentielles n'apparaissent qu'exceptionnellement au début ; dans des stades un peu avancés, c'est par un simple phénomène de mécanogenèse qu'elles prennent une position nettement parallèle à la paroi périphérique.

Dans les coupes longitudinales, il est facile de se rendre compte du mode de multiplication des cellules du périblème. L'unique cellule qui apparaît, dans ces coupes, aux stades représentés par les figures 14, 15, 28, se divise d'abord transversalement pour donner deux cellules superposées *i* et *i'* (fig. 18 et 19). On peut admettre, bien qu'il ne me soit pas aisé d'en fournir la preuve, que cette première paroi transversale se forme dans la cellule quadrilatère sœur de la cellule de plérome. L'inférieur (*i*) des deux nouveaux éléments se cloisonne encore une fois transversalement et, d'une façon générale, se comporte comme la cellule de périblème dont il dérive. Le supérieur (*i'*) prend généralement une cloison longitudinale pour donner naissance à deux cellules juxtaposées, l'une externe, l'autre interne (fig. 37, 40) : l'externe ne se divise plus que transversalement; l'interne se segmente une ou deux fois transversalement, puis longitudinalement et joue un rôle semblable à celui de la première cellule de périblème ou de l'élément inférieur (*i*) qu'elle a engendré. Dans certains cas (fig. 38), l'élément (*i'*) prend, comme son frère, une paroi transversale ; il se constitue de la sorte quatre cellules de périblème superposées, dont les trois supérieures se cloisonnent longitudinalement à partir du haut (fig. 39) et donnent naissance à deux rangées cellulaires (fig. 40) :

la rangée externe, comme le dermatogène, ne prend que des cloisons radiales, la rangée interne, se comportant comme la rangée primitive, se divise longitudinalement dans les cellules

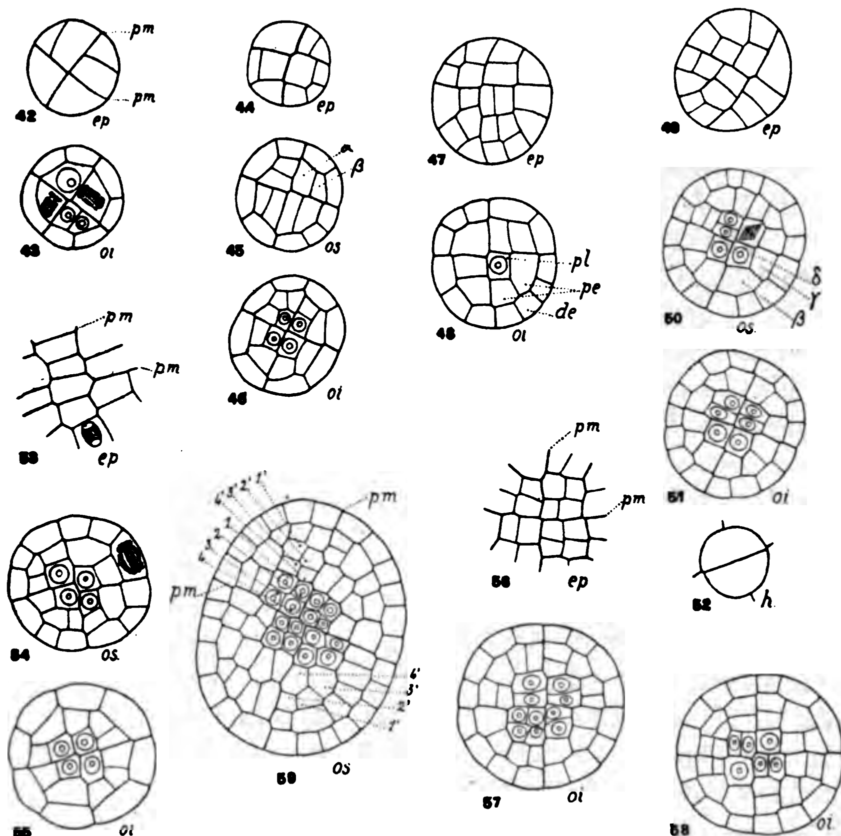


Fig. 42 à 59. — *Lepidium sativum* L. — Coupes transversales de l'embryon aux stades qui correspondent au cloisonnement des octants et qui précèdent la naissance des cotylédons ; *ep*, coupe au niveau du sommet ; *oi*, octants inférieurs ; *os*, octants supérieurs ; *h*, hypophyse ; *pm*. plan méridien de séparation des octants ; *de*, dermatogène ; *pe*, périblème ; *pl*, plérome ; α, β, γ, δ, premières cellules différenciées aux dépens de la cellule sous-épidermique de l'octant supérieur. G : 450.

les plus voisines de l'octant supérieur (fig. 41). Jusqu'aux stades qui correspondent à la naissance des cotylédons, le périblème n'apparaît composé que de trois assises ; leur nombre augmente ensuite par le même processus de cloisonnement longitudinal centripète.

Le plérome est représenté, dans chaque octant, par une cellule qui peut commencer par se diviser horizontalement mais qui

généralement se segmente d'abord selon des plans verticaux rectangulaires l'un sur l'autre, donnant ainsi naissance à quatre cellules quadrilatères (fig. 51, 57, 58). Après formation de cloisons transversales, le plérome est constitué, dans chaque octant, de huit éléments à peu près semblables. C'est à la suite des divisions suivantes, se produisant dans chacun de ces éléments, selon les trois directions et d'une façon irrégulière, que se différencie le péricycle, dont les cellules, surtout en coupe transversale, offrent des dimensions bien moins grandes que celles des cellules de l'assise la plus intérieure du périblème (fig. 62 et 63).

OCTANT SUPÉRIEUR. — Les coupes passant par le sommet de l'embryon montrent comment se produisent les divisions dans le dermatogène des octants supérieurs. Les cloisons sont toujours normales à la paroi périphérique et rectangulaires l'une sur l'autre. La première, perpendiculaire à l'un des plans méridiens, sépare deux cellules inégales de forme et de dimensions (fig. 42); la deuxième naît dans la plus grande de ces deux cellules et isole, du côté de l'axe, une cellule quadrilatère, qui, prenant à son tour des cloisons toujours orientées à angle droit l'une sur l'autre, peut, dès maintenant, être considérée comme l'une des initiales de l'épiderme au sommet de la tige (fig. 44, 47, 49, 53, 56). Viennent ensuite, dans les cellules éloignées de l'axe, d'autres cloisons, normales aux précédentes, ne prenant une orientation nette selon des plans longitudinaux méridiens ou selon des plans transversaux parallèles que sous l'action de la poussée intérieure exercée par les cellules embryonnaires en voie de multiplication. WESTERMAIER a cependant observé la formation, dans la cellule de dermatogène de l'octant supérieur, de cloisons décrivant par rapport à l'axe une portion de circonférence.

La cellule pyramidale sous-épidermique peut être considérée, au point de vue des divisions dont elle est le siège, comme homologue de l'octant tout entier du *Myosurus minimus*. Pour permettre de saisir plus facilement les termes de cette homologie, j'emploierai, dans la description des cloisonnements, les lettres et les chiffres dont je me suis servi déjà au sujet de cette

Renonculacée. Une cloison à peu près verticale, normale au plan équatorial et à l'un des plans méridiens, sépare, dans la cellule intérieure de l'octant supérieur, deux cellules, α et β, d'aspect et de dimensions différents (fig. 45). Dans la cellule α, la plus grande, s'établit une cloison également verticale, perpendiculaire à la précédente et divisant cette cellule en deux autres, γ et δ (fig. 50). J'examinerai d'abord ce qui se passe dans la cellule δ, voisine de l'axe; je décrirai ensuite le processus des divisions dans les cellules β et γ, qui, au point de vue de leur valeur histogénique, sont absolument comparables.

La cellule centrale (δ) se cloisonne transversalement pour engendrer deux cellules superposées (fig. 17, 18, 33). J'ai cru pouvoir affirmer que, chez le *Myosurus minimus*, les deux cellules engendrées de la même manière, constituaient, l'une, une des initiales de l'épiderme, l'autre, une des initiales de l'écorce au point végétatif de la tige. Pour cela, j'ai pu me baser sur l'absence de tout cloisonnement transversal dans ces deux cellules ou dans leurs descendantes circumaxiales durant tout le temps de la croissance des cotylédons et sur la différenciation au sommet de la partie hypocotylée de cellules plus surbaissées, auxquelles j'ai pu attribuer le rôle d'initiales du cylindre central.

Au sujet des cellules δ' et δ'' (fig. 17), à ce moment établies, chez les Crucifères, au-dessous de l'épiderme, on peut émettre trois hypothèses : 1° Elles peuvent constituer, dès maintenant, l'une, l'initiale de l'écorce, l'autre, l'initiale du cylindre central et, dans ce cas, les trois séries d'initiales tirent leur origine de la partie cotylée. 2° Elles peuvent représenter deux assises d'initiales d'écorce, les initiales du cylindre central se différenciant aux dépens des cellules supérieures de la partie hypocotylée. 3° Enfin, ces deux cellules peuvent se cloisonner tangentiellement, dans la suite, l'une et l'autre, ou bien l'une ou l'autre seulement, pour engendrer plusieurs assises cellulaires; celles-ci constitueraient autant d'assises d'initiales de l'écorce, ou bien fourniraient un nombre donné d'assises d'initiales d'écorce et une assise inférieure d'initiales du cylindre central.

Au moment où s'organise le point végétatif, certaines circonstances, telles que l'orientation variable des cotylédons dans

l'intérieur des jeunes graines, la presque impossibilité d'obtenir des coupes rigoureusement axiales, la disparition des lignes de démarcation entre la partie cotylée et la partie hypocotylée, la

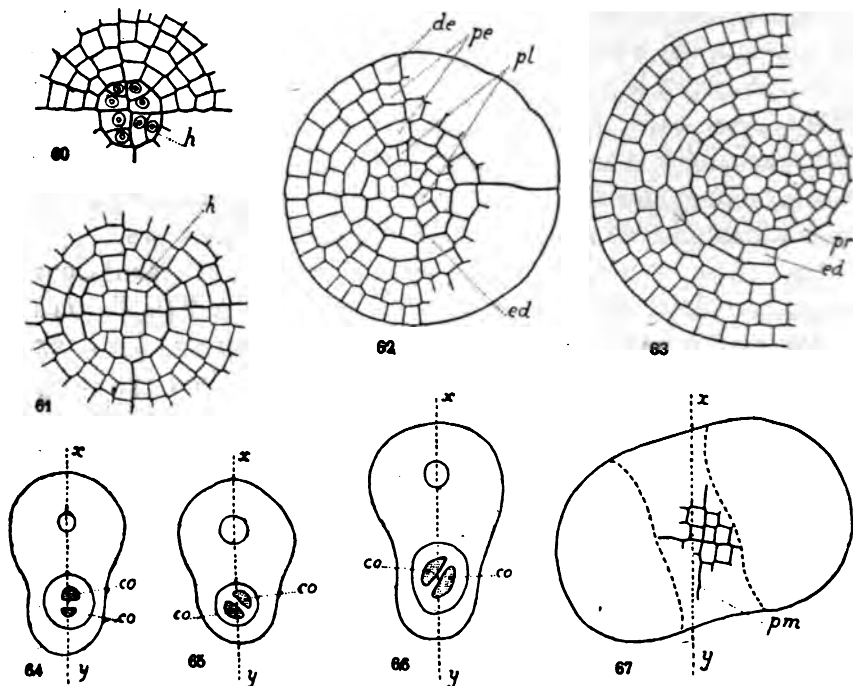


Fig. 60 à 67. — *Lepidium sativum* L. — Coupes transversales de l'embryon et de la graine aux stades qui suivent la naissance des cotylédons. En 60 et 61, coupes au niveau du sommet de l'hypophyse dans deux embryons d'âge différent. En 61, 62 et 63, coupes d'un même embryon à trois niveaux différents. En 64, 65, 66, 67, coupes montrant la position variable des jeunes cotylédons par rapport au plan de symétrie de la graine; *h*, hypophyse; *de*, dermatogène; *pe*, périblème; *pl*, plérome; *pr*, péricycle; *ed*, endoderme; *co*, cotylédon; *xy*, plan de symétrie de la graine; *pm*, plan méridien de séparation des octants. G : 380 pour 63 à 64; 25 pour 64, 65 et 66; 380 pour 67.

multiplication active des cellules dans cette région, leurs petites dimensions, leur forme irrégulière et leur forte colorabilité, constituent de grandes difficultés techniques qui ne permettent pas de suivre, dans tous ses détails, le mode de différenciation des tissus dans le cône végétatif de la tige, ni d'apporter à l'une quelconque des trois hypothèses une complète vérification. L'examen d'un grand nombre de préparations plus ou moins parfaites et l'étude critique des faits antérieurement observés peuvent néanmoins entraîner la conviction que la deuxième de ces hypothèses représente seule la vérité.

On peut voir, en effet, par les figures 69 à 75, qui représentent des coupes longitudinales de l'embryon au moment de la croissance des cotylédons, que, dans la région axiale, le nombre des assises cellulaires comprises entre l'épiderme et le plan équatorial de séparation des octants demeure égal à deux, qu'aucune modification dans la forme ou dans le contenu de ces cellules n'indique leur division prochaine par une cloison transversale. Dans la figure 76, correspondant à une stade beaucoup plus âgé, les traces du plan équatorial sont tout à fait disparues; la délimitation des deux assises sous-épidermiques est, de ce fait, devenue incertaine, mais rien néanmoins ne permet de supposer que des divisions transversales ont pu intervenir dans leurs cellules, qui forment encore deux rangées bien régulières. Enfin, au moment où les cotylédons s'infléchissent pour prendre, par rapport à l'axe hypocotylé, la position qu'ils occupent dans la graine adulte, il m'a été parfois permis d'observer des cloisonnements tangentiels dans les assises sous-épidermiques; mais ces cloisonnements ne se sont pas montrés dans les cellules exactement placées autour de l'axe, et, d'ailleurs, les coupes étaient loin de présenter toutes garanties au point de vue de leur orientation selon un plan exactement méridien.

D'autre part, dans ses recherches sur le groupe de cellules terminales au point végétatif des Phanérogames, HANSTEIN (1) a démontré que chez le *Cochlearia glastifolia* L, parmi les trois rangées cellulaires régulières formant comme une voûte au-dessus de la masse centrale du plérome, les deux rangées sous-épidermiques constituaient deux assises de périblème ayant leurs initiales propres. Le même auteur, au sujet de ses études sur le développement de l'embryon, quoique ne formulant pas dans son texte de conclusions bien précises au sujet de la séparation des histogènes au sommet de la tige, représente un embryon de *Capsella Bursa-pastoris*, à un stade où les cotylédons sont déjà bien développés, dans lequel il n'hésite pas à attribuer deux assises au périblème et à localiser les initiales du plérome dans l'assise supérieure de la partie hypocotylée.

(1) HANSTEIN (J.), Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen (*Festschrift d. Niederrhein Gesell. für Nat. u. Heilkunde*. Bonn, 1868 ?)

D'après FAMINTZIN, qui a tout spécialement étudié les derniers stades du développement chez le *Capsella*, au moment où l'embryon s'aplatit dans sa moitié supérieure, la partie cotylée se compose seulement de deux assises, le dermatogène et l'assise placée au-dessous de lui. Dans la suite, cette dernière assise se cloisonne tangentiellement et donne naissance, sous le dermatogène, à une assise d'initiales du périblème et une assise d'initiales du plérome. Ainsi, le processus de cloisonnement observé par FAMINTZIN est celui que j'ai également observé chez les *Lepidium* et le *Cochlearia officinalis*. Il présenterait cependant cette petite différence de se produire à des stades beaucoup plus tardifs, comme le démontrent encore les dessins de HANSTEIN. L'interprétation donnée par FAMINTZIN à ses observations serait conforme à la première des trois hypothèses ci-dessus exposées, et l'on devrait l'admettre comme étant la plus simple, si elle ne se trouvait en contradiction avec les remarques de HANSTEIN sur le *Cochlearia glastifolia*, avec les faits que j'ai pu établir chez le *Myosurus minimus* où les initiales du plérome paraissent nettement appartenir à la partie hypocotylée.

Dans les travaux de KNY, de RIDDLE et de M. SCHAFFNER, certaines figures montrent que le plan équatorial de séparation des octants inférieurs et des octants supérieurs se trouve séparé de l'épiderme par un nombre variable, généralement supérieur à deux, d'assises cellulaires ; l'aspect de ces figures confirmerait donc l'opinion exprimée dans la troisième hypothèse précédemment émise. Mais, si l'on réfléchit qu'aucun de ces auteurs ne s'est spécialement attaché à l'étude des divisions cellulaires dans cette région, aux derniers stades du développement, on peut admettre qu'ils ont pu indiquer, dans leurs dessins, des traces de séparation dues à des ruptures accidentelles ou à des différences de chromaticité cellulaire bien peu probantes. En tout cas, aucune de mes observations ne confirme cette manière de voir.

A peu près au moment où se forme, dans la cellule δ, la cloison transversale qui doit donner naissance aux cellules initiales d'écorce, les cellules β et γ prennent des cloisons verticales, parallèles ou normales aux cloisons méridiennes voisines (fig. 35, 36, 37, 54). Apparaissent ensuite, dans les deux

cellules filles issues de β, de nouvelles parois verticales perpendiculaires aux précédentes; enfin prennent naissance, dans toutes ces cellules nouvellement engendrées, des cloisons trans-

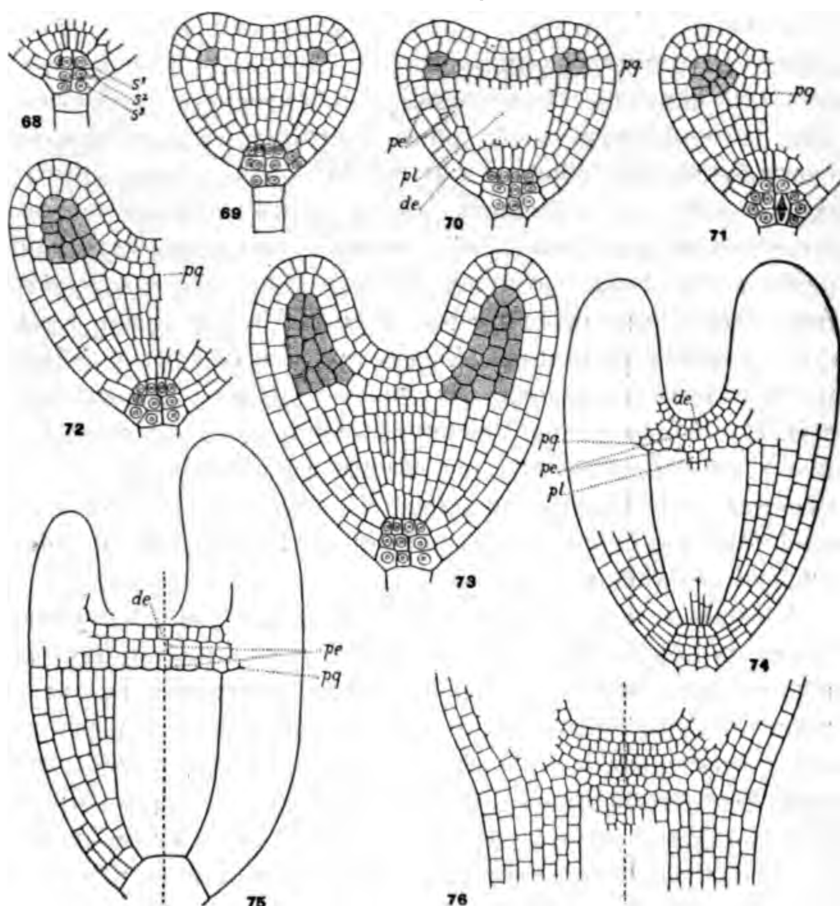


Fig. 68 à 73. — *Lepidium sativum* L.; fig. 74 et 76 : *Lepidium campestre* R. Br.; fig. 75 : *Lepidium Draba* L. — Coupes longitudinales montrant la succession des cloisonnements dans l'hypophyse et le mode de formation des cotylédons; *de*, dermatogène; *pe*, périblème; *pl*, plérome; *pq*, plan équatorial de séparation des octants. G : 225.

versales (fig. 35, 38, 39, 40) qui divisent la portion sous-épidermique de l'octant supérieur en deux assises corticales. Au moment où la dépression du sommet de l'embryon indique la formation prochaine des cotylédons, l'assise corticale supérieure est généralement composée de cinq cellules, l'assise corticale inférieure en compte quatre seulement : les cellules

1' et *2'* filles de δ'', comme *1* et *2* sont filles de δ', et les cellules *3'* et *4'* provenant du cloisonnement vertical de la cellule dont la sœur a engendré, de la même manière, les cellules *3* et *4* (fig. 41).

Dans les coupes longitudinales (fig. 70), c'est la cellule *4'* qui paraît se cloisonner transversalement la première, tandis que *3'* se divise verticalement, pour déterminer la formation de l'émergence cotylédonaire. Dans les coupes transversales (fig. 59), on voit nettement que le groupe cellulaire auquel appartiennent les cellules *3'* et *4'* se trouve plus avancé dans son développement que le groupe symétrique différencié aux dépens des cellules β ou γ du même octant ou de l'octant voisin. C'est donc bien dans ce groupe cellulaire que l'on doit placer le lieu d'origine des cotylédons. Aux stades suivants, il n'est pas possible de déterminer strictement comment se divisent les quatre cellules constituant ce groupe cellulaire, comment se disposent les éléments auxquels elles donnent naissance et quel rôle ceux-ci jouent dans la construction de telle ou telle partie du cotylédon.

Au cours de mes recherches sur l'embryogénie des Renonculacées, j'ai eu l'occasion d'examiner les opinions des différents auteurs sur l'orientation des cotylédons par rapport aux premiers plans méridiens, chez les Crucifères. Ni la disposition dite « orthogonale », ni la disposition « diagonale » ne paraissent être la règle. FAMINTZIN, au sujet du *Capsella Bursa-pastoris*, WESTERMAIER (1), au sujet du *Sinapis arvensis*, ont montré que le type de disposition le plus général était le type « intermédiaire », c'est-à-dire celui qui présente la commissure cotylédonaire orientée à peu près à 20-25° sur l'un des deux premiers plans méridiens. Chez le *Myosurus minimus*, il m'a été assez facile de montrer que cette même orientation intermédiaire était le résultat de la formation, aux dépens de chaque octant, de deux demi-octants et, par suite, de la division de la section transversale de la partie cotylée en huit secteurs homodynames, pouvant deux à deux donner naissance aux cotylédons, par prolifération de leur groupe cellulaire médian. Chez les

(1) WESTERMAIER (M.), Ueber die ersten morph. Differenzirungen am Phanerogamen-Keimling (*C. R. 4e Congr. sc. int.* Fribourg, 1898).

Lepidium et chez le *Cochlearia officinalis*, abstraction faite du dermatogène, la cellule intérieure sous-épidermique donne, dans chaque octant, comme chez le *Myosurus minimus*, deux cellules, β et γ, comparables aux demi-octants et pouvant devenir, de la même manière, des centres de formation des cotylédons. On peut voir, par la coupe transversale 59, dans laquelle la déformation elliptique de la section est déjà nettement apparente, que les cellules *1′ 2′ 3′ 4′*, incontestablement originaires de β ou de γ, sont bien celles qui ont provoqué cette déformation.

Dans les stades les plus jeunes, l'embryon se déplace autour de son axe, tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre, de sorte que la commissure cotylédonaire, au moment où les cotylédons sont peu développés, occupe les situations les plus variables par rapport au plan de symétrie ovulaire (fig. 64 à 67). L'étude des relations de ce plan avec les premières cloisons méridiennes ne peut donc apporter aucune preuve facile à saisir, en faveur de la véritable position des cotylédons par rapport à ces parois; tout au plus peut-elle servir à montrer que ces positions, diverses et multiples, s'accordent mieux avec le type « intermédiaire », permettant de concevoir théoriquement quatre positions différentes, qu'avec les types « orthogonal » ou « diagonal », d'après lesquels deux positions seulement sont possibles.

En raison de la différenciation très précoce de l'épiderme et de l'indépendance qu'acquièrent ses cellules, il est rare que les traces des premières cloisons méridiennes apparaissent nettement dans les coupes transversales intéressant à la fois la base des cotylédons et le sommet de l'axe hypocotylé. Il m'a été donné cependant, dans certains cas, par exemple dans celui que représente la figure 67, de bien distinguer les traces des deux premières cloisons et de constater qu'aucune des deux ne correspondait au plan de séparation des cotylédons ou s'en écartait d'un angle égal à 45°. L'écart est toujours plus petit; il ne dépasse guère la valeur du quart de l'angle droit. Ces observations confirment celles de Westermaier sur le *Sinapis arvensis*; elles démontrent que le type « intermédiaire » doit être considéré comme le type le plus général et que, chez les

Crucifères comme chez les Renonculacées, le lieu d'origine des cotylédons doit être placé au centre de deux secteurs opposés correspondant chacun à la moitié d'un octant supérieur.

Hypophyse. — Il n'est pas possible de déterminer la véritable origine de la cellule hypophysaire ; on peut seulement la définir la dernière cellule du suspenseur, qui, au lieu de se diviser par une cloison horizontale intéressant uniquement la membrane périphérique du suspenseur, se sépare, ou bien par une cloison verticale (*Alyssum macrocarpum*), ou bien par une paroi horizontale s'appuyant sur les parois latérales du dermatogène.

La cellule médiane du proembryon tricellulaire qui, chez le *Myosurus minimus*, s'individualise nettement comme cellule hypophysaire en prenant une cloison verticale, se divise transversalement, chez les Crucifères, pour donner naissance à deux cellules superposées (fig. 2 et 3). Ces deux cellules se segmentent à leur tour de la même manière et engendrent finalement un suspenseur composé d'un nombre indéterminé d'éléments cylindriques, le plus souvent aplatis, surtout dans les parties voisines de l'embryon proprement dit. La cellule inférieure du suspenseur, très développée et renflée en forme d'outre, ne m'a jamais présenté de phénomène de division. En revanche, les cellules supérieures paraissent se cloisonner fréquemment; certaines, plus ou moins éloignées de la partie exclusivement embryonnaire, se cloisonnent verticalement pour engendrer deux cellules juxtaposées.

La cellule *h*, qui, dans les figures 13 et 17, termine le suspenseur, peut être considérée comme la cellule hypophysaire. Sa paroi supérieure, très fortement bombée, limite six éléments embryonnaires déjà nettement différenciés en dermatogène, périblème et plérome. Chez les *Lepidium* et chez le *Cochlearia officinalis*, comme chez le *Capsella Bursa-pastoris*, cette cellule s'individualise en prenant une cloison transversale plus ou moins courbe, venant s'appuyer sur les parois latérales des cellules de dermatogène voisines (fig. 14, 18). Dans chacune des deux cellules engendrées, s^1 et s^2, se forme ensuite une cloison verticale ; tantôt c'est la cellule s^1 qui se divise la première,

tantôt c'est la cellule s^2; les deux parois verticales sont toujours orientées à angle droit l'une sur l'autre (fig. 35, 36). Une nouvelle cloison verticale, normale aux précédentes, prend naissance dans chacune des quatre cellules formées. A ce stade, l'hypophyse se trouve constituée de huit éléments, nettement distribués en deux étages de quatre et présentant, par conséquent, la même disposition que l'on remarque, à ce même stade, chez les Renonculacées et chez l'*Alyssum macrocarpum* (fig. 20, 38, 39). Ce sont les quatre éléments de l'étage inférieur qui se divisent ensuite et, par des cloisonnements transversaux, engendrent un autre étage de quatre cellules (s^2, fig. 68). Parfois, la division des cellules inférieures se fait d'abord selon des plans verticaux, parallèles aux cloisons méridiennes (fig. 40) et les parois horizontales n'apparaissent qu'en second lieu dans chacune des nouvelles cellules juxtaposées.

Hanstein a parfaitement montré comment, chez le *Capsella Bursa-pastoris*, les quatre cellules s^2 de l'étage médian (fig. 68), en se plaçant dans le prolongement des cellules intérieures du dermatogène, fonctionnent comme initiales de ce tissu et, en se cloisonnant successivement selon des plans horizontaux et verticaux, contribuent au développement de la coiffe.

Les quatre cellules s^1 de l'étage supérieur constituent les initiales de l'écorce ; elles se divisent, selon le mode généralement décrit, par des parois verticales normales aux quatre premières cloisons méridiennes (fig. 60 et 68 à 75). Dans la figure 61, ces cellules ont donné, par ce processus, trois ou quatre éléments.

J'ai démontré que, chez le *Myosurus minimus*, les cellules supérieures issues de chaque quadrant hypophysaire, homologues des cellules s^1 différenciées chez les Crucifères, se divisent encore horizontalement pour constituer deux étages cellulaires. La comparaison de ces processus de cloisonnement permettrait donc de conclure que l'écorce, du côté de la racine, posséderait, chez les Renonculacées, deux assises d'initiales. On pourrait ainsi assez aisément se faire une idée du mode d'accroissement de l'écorce à l'extrémité radiculaire des plantes de cette famille, où règne, comme l'a montré Flahault (1), une

(1) Flahault (Ch.), Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 6e série, VI, p. 120, 1878).

certaine confusion. D'autre part, si l'hypothèse que j'ai soutenue plus haut, au sujet de la différenciation des histogènes au point végétatif de la tige, est exacte, le nombre des assises d'initiales d'écorce serait, chez les Renonculacées, deux pour la racine et un pour la tige ; inversement, chez les Crucifères, ce nombre serait un pour la racine, deux pour la tige.

CONCLUSIONS

1° Il est exact, comme l'a le premier établi Hanstein, que la cellule apicale du proembryon donne l'embryon proprement dit et qu'aux dépens de la cellule supérieure du suspenseur se différencie un tissu de pénétration ou hypophyse fournissant les initiales de l'écorce et la plus grande partie des tissus de la coiffe.

2° Les quadrants embryonnaires ne forment pas deux étages; ils sont disposés dans un même plan horizontal, séparés par deux cloisons méridiennes cruciales. C'est par cloisonnement transversal des quadrants que se constituent les deux étages, partie cotylée et partie hypocotylée, composés chacun de quatre octants.

3° Dans chaque octant, l'épiderme se différencie en tout premier lieu par formation d'une cloison parallèle à la périphérie.

4° Dans l'octant inférieur, la séparation de l'écorce se fait en deux temps, par formation de deux parois verticales rectangulaires, normales aux parois méridiennes. Il se constitue ainsi trois cellules : la cellule centrale représente le plérome, les deux autres sont les deux premières cellules du périblème.

5° Dans l'octant supérieur, les premiers cloisonnements de la cellule sous-épidermique sont tout à fait comparables à ceux qui se produisent dans la cellule octant du *Myosurus minimus*. Ils donnent naissance à deux cellules superposées, voisines de l'axe, que j'ai cru pouvoir considérer, sans apporter néanmoins de preuves définitives, comme faisant partie de deux tétrades d'initiales de l'écorce au point végétatif de la tige, et à deux autres cellules, β et γ, situées entre les précédentes et le dermatogène.

6° Les cotylédons ne prennent pas strictement naissance aux dépens de deux octants diamétralement opposés, ni même aux dépens de deux octants juxtaposés de sorte que la première cloison méridienne se confonde avec la commissure cotylédonaire. Les groupes cellulaires qui leur donnent naissance se développent aux dépens d'une des deux cellules β ou γ occupant le centre d'un demi-octant et la commissure cotylédonaire apparaît le plus souvent plus ou moins obliquement orientée sur l'un des plans méridiens.

7° L'origine de la cellule hypophysaire ne peut être exactement déterminée. L'hypophyse sera la cellule terminale du suspenseur qui se divisera par une cloison en verre de montre venant s'appuyer sur les parois latérales du dermatogène. Chacune des deux cellules superposées ainsi engendrées prend deux cloisons verticales rectangulaires. Il se constitue ainsi huit octants hypophysaires : les quatre supérieurs représentent les initiales de l'écorce, les quatre inférieurs se cloisonnent encore une fois tangentiellement et donnent naissance aux initiales de l'épiderme composé du sommet de la racine.

L'étude comparée du développement de l'embryon chez les Crucifères et chez les Renonculacées me permet de confirmer l'opinion que j'ai émise précédemment au sujet de la régularité et du caractère primitif des lois qui président à ce développement dans cette dernière famille. On trouve chez les Crucifères des marques d'adaptation et des phénomènes d'accélération que l'on ne remarque point chez le *Myosurus minimus* par exemple. La différenciation d'un suspenseur long et filamenteux, dont la très grande surface se trouve au contact d'un protoplasme endospermique épais, la séparation extraordinairement précoce de l'épiderme, jouant, durant tout le temps de la vie intra-séminale, non pas un rôle protecteur mais celui d'un épithélium, montrent clairement que, chez les Crucifères, des circonstances semblent se réunir pour amener plus vite l'embryon au terme de son développement et pour lui faire atteindre un certain état de complication.

Rien de semblable ne se remarque dans l'histoire du développement de l'embryon du *Myosurus minimus*; il présente, au

contraire, des relations étroites avec l'embryon des Cryptogames vasculaires ou le sporogone des Muscinées et le processus de ses cloisonnements suit de très près les règles les plus simples de la division cellulaire.

Dès le stade de la première tétrade, des analogies frappantes apparaissent entre cet embryon et les formes sporophytiques les plus inférieures de la série végétale. Comme chez les Cryptogames vasculaires, comme chez les Muscinées, on peut prédire les destinées de chacun des éléments de cette tétrade : ainsi dans le cas présent, la cellule inférieure donne le suspenseur proprement dit, la cellule médiane l'hypophyse, les deux cellules embryonnaires juxtaposées engendrent l'hypocotyle, les deux premières feuilles et le cône végétatif de la tige. Les analogies apparaissent encore plus étroites si l'on examine, dans les différentes espèces des végétaux inférieurs, les divisions qui suivent la différenciation des quatre premières cellules. On peut voir que, dans le plupart des cas (*Riccia*, *Anthoceros*, *Marchantia*), à la formation de cloisons dirigées selon trois plans rectangulaires représentant les trois directions de l'espace, succèdent des cloisons prenant insertion sur la paroi périphérique pour venir tomber normalement sur l'une des parois, équatoriale ou méridienne. Ce sont des parois semblables qui, chez le *Myosurus minimus*, déterminent la constitution des demi-octants. Il se produit ensuite d'autres parois, rectangulaires aux précédentes et parallèles à la périphérie, qui séparent les différentes régions du corps de la plante.

L'embryon du *Selaginella denticulata*, dont le développement a été tout dernièrement étudié par BRUCHMANN (1), nous permet d'établir une certaine homologie entre la cellule du pied des Cryptogames vasculaires et la cellule hypophysaire. Dans cette plante, l'œuf se divise transversalement, et, aux dépens de la cellule inférieure, se différencie un suspenseur formé de plusieurs éléments aplatis. Celui qui se trouve au voisinage de la deuxième moitié de l'embryon prend une paroi oblique venant s'appuyer sur la première paroi transversale et sépare ainsi la cellule du pied. Par sa position, par ce mode de

(1) BRUCHMANN (H.), Zur Embryologie der Selaginellaceen (*Flora*, CIV, p. 180, 1912).

cloisonnement différant de ceux qui l'ont précédé, la cellule supérieure du suspenseur du *Selaginella denticulata* se rapproche de l'hypophyse du *Myosurus* et même de celle des Crucifères. L'hypophyse, comme le pied, est un organe intermédiaire entre le suspenseur et la racine : le pied se différencie suffisamment pour jouer son rôle d'organe de fixation et de nutrition, l'hypophyse demeure rudimentaire et ne manifeste ni la forme ni le rôle d'un tel organe. Elle se confond avec la racine, qu'elle contribue à ériger.

J'ai déjà eu l'occasion de faire remarquer combien les directions de division des premiers noyaux embryonnaires, chez le *Myosurus*, se trouvaient conformes aux règles élémentaires de la division cellulaire. Dans le proembryon quadricellulaire, les deux cellules inférieures proviennent d'une division à direction verticale, les deux cellules supérieures d'une division à direction horizontale. Après les quadrants, formés par caryodiérèses horizontales, se différencient les octants par caryodiérèses verticales; dans ces derniers, les divisions nucléaires se font, à leur tour, dans un plan horizontal. On peut pousser plus loin cette démonstration, comme je l'ai déjà fait précédemment (1).

Ainsi, à cause de la simplicité et de la régularité des lois qui président à ses divisions et de ses relations étroites avec les formes embryonnaires inférieures, l'embryon du *Myosurus minimus* me paraît revêtir un caractère primitif et constituer un type très démonstratif pour l'étude du développement de l'embryon chez les Dicotylédones. L'exemple des Crucifères pourra néanmoins paraître meilleur dans certains cas ; il est certain que l'organisation du sommet radiculaire s'y présente avec une plus grande netteté.

(1) Souèges (R.), Recherches sur l'embryogénie des Renonculacées (*Bull. Soc. Bot. France*, LIX, p. 24, 1912).

TABLE DES MATIÈRES

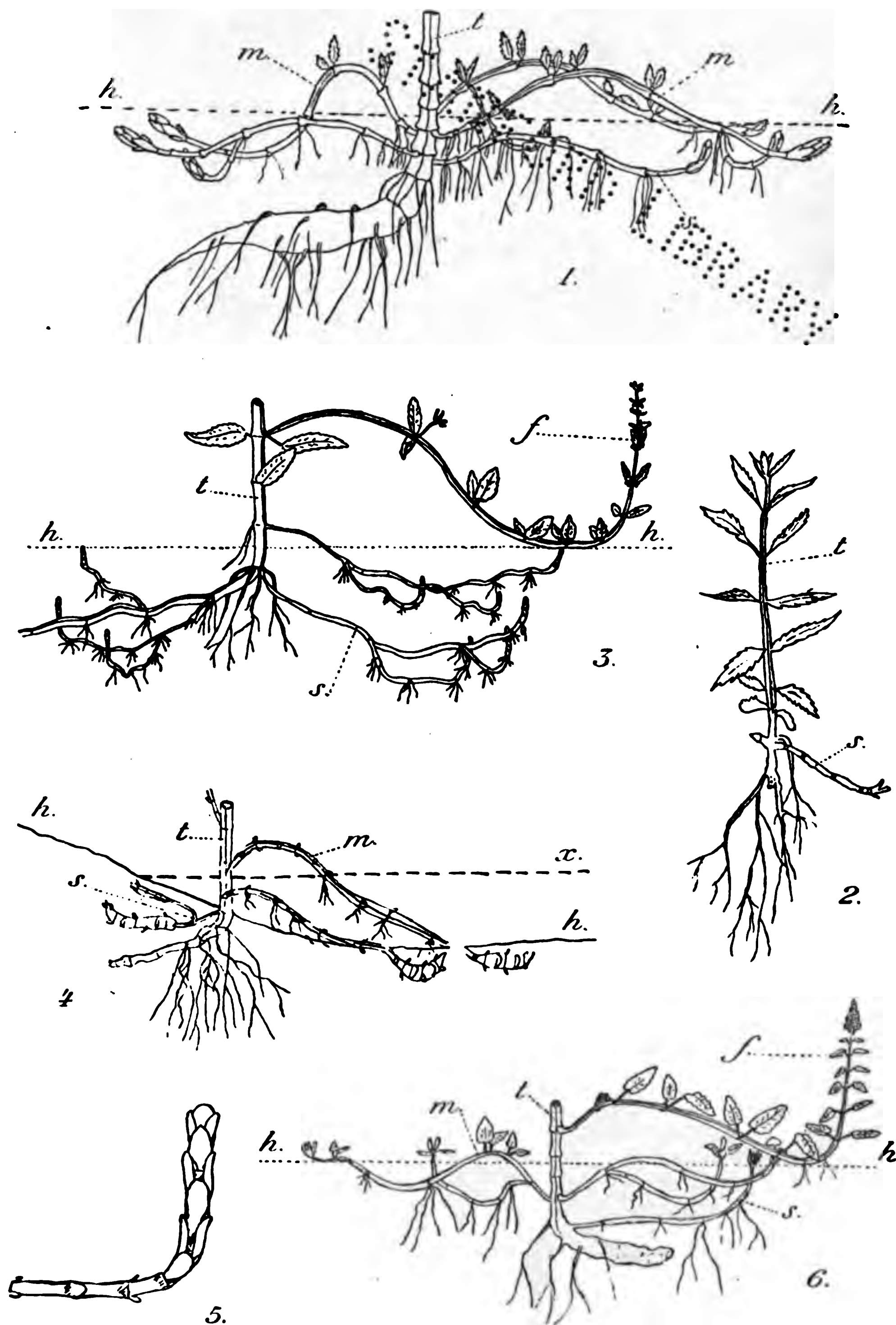
CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES PLANCHES HORS TEXTE

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

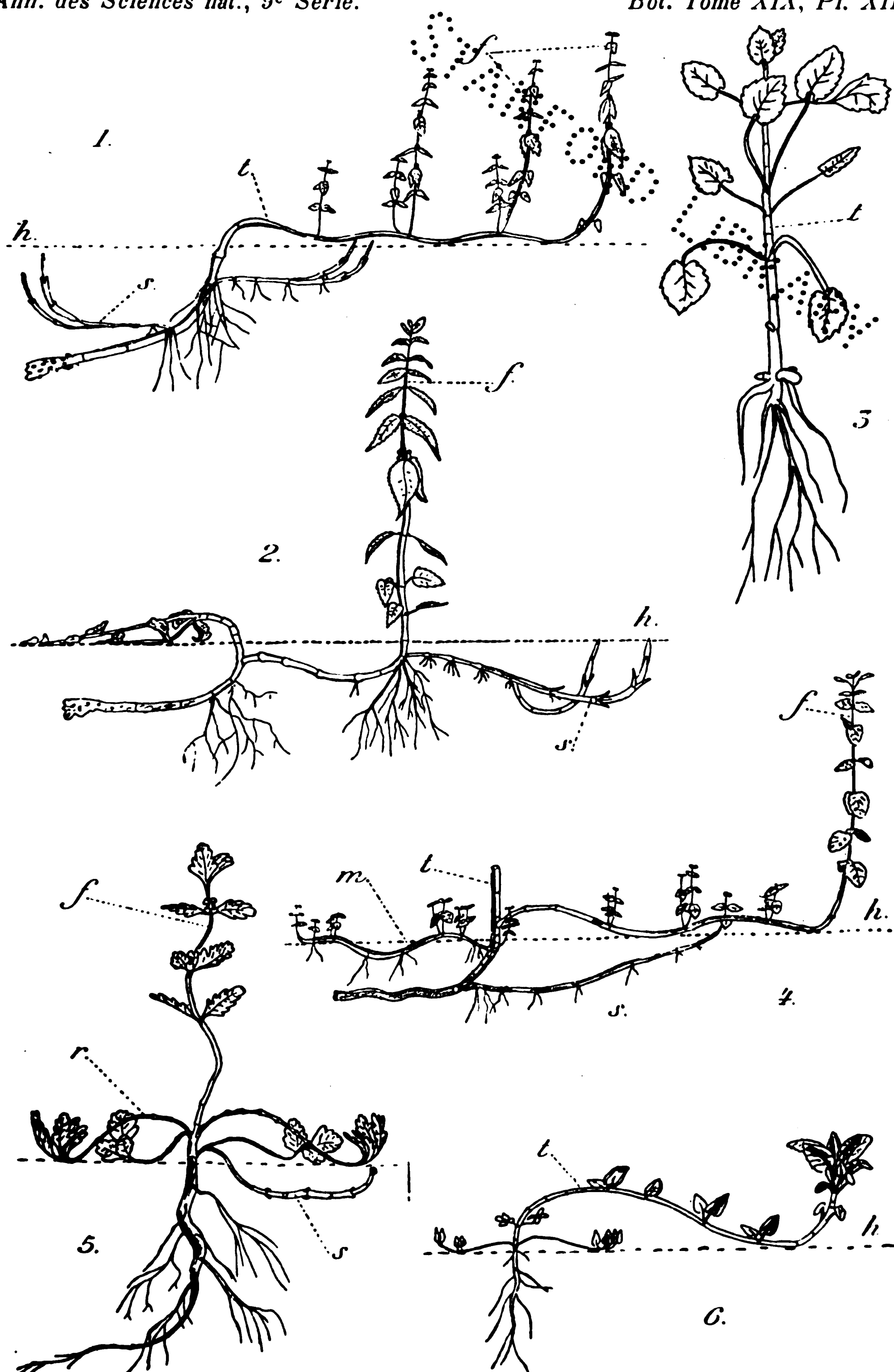
Corbeil. — Imprimerie Crété.



Chaillot del.

Lycopus europæus (1, 2). — Scutellaria galericulata (3). — Stachys palustris (4). Mentha viridis (5). — Stachys silvatica (6).

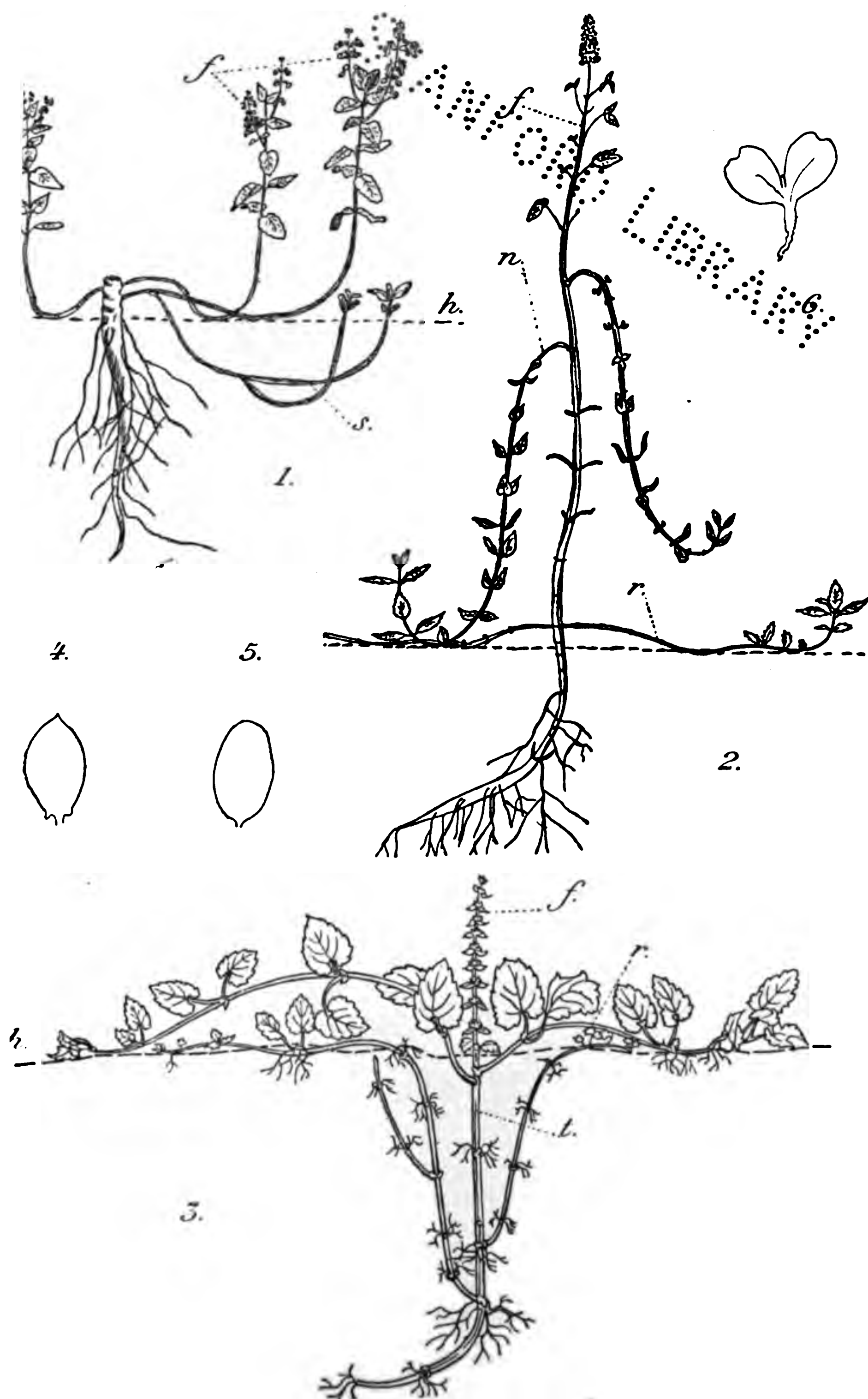
MASSON ET Cie, ÉDITEURS



Chaillot del.

Lamium album (*1, 2*). — *Stachys silvatica* (*3*). — *Mentha rotundifolia* (*4*).
Teucrium Chamædrys (*5*). — *Teucrium scorodonia* (*6*).

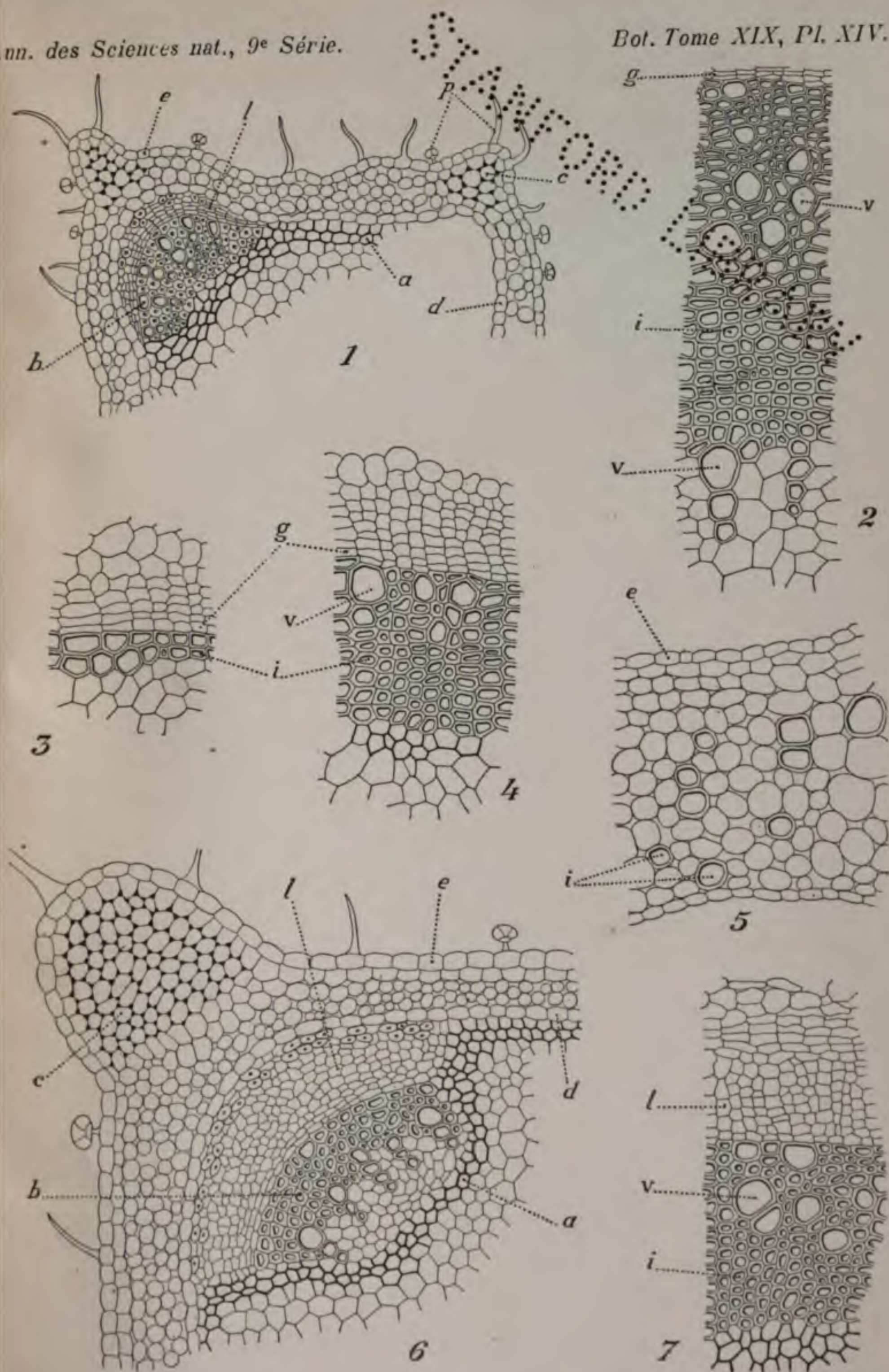
MASSON ET Cie, ÉDITEURS



Chaillot del.

Teucrium scorodonia (1). — *Mentha piperita* (2, 4). — *Stachys silvatica* (3).
Mentha viridis (5). — *Monarda mollis* (6).

MASSON ET Cie, ÉDITEURS



Chaillot del.

Lycopus europæus (1). — *Monarda mollis* (2). — *Lamium album* (3, 4). — *Mentha piperita* (5). *Mentha rotundifolia* (6). — *Teucrium scorodonia* (7).

MASSON ET Cie, ÉDITEURS



90e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XIX. N° 1.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE



BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME XIX. — N° 1

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1914

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en juin 1914.
Les Annales des Sciences naturelles paraissent en 12 cahiers par an.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (en cours de publication).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15 fr.**
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALEONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger.............. 30 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

PHILIPPE VAN TIEGHEM, par J. Costantin.

TABLE DES PLANCHES HORS TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Ph. Van Tieghem

8708-13. — Corbeil. Imprimerie Crété.

[illegible]e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XIX, Nos 2 et 3.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME XIX. — Nos 2 et 3.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1914

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce fascicule a été publié en juin 1914.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent en 12 cahiers par an.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (en cours de publication). Chaque année.		30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger. .... 30 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES HORS TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

[illegible] — Corbeil. Imprimerie Crété

[illegible] ANNÉE. — 10e SÉRIE — T. XIX. Nos 1 à 6.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE



BOTANIQUE

CONTENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME XIX. — Nos 1 à 6

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1914

Prix : [illegible] — [illegible]

[illegible]

Les Annales des Sciences naturelles paraissent en 12 cahiers par an.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (en cours de publication).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALEONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger. .... 30 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES HORS TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

[illegible] — Coulommiers. Imprimerie Crété.



